LOKOMOTION UND LEBENSWEISE DER NOTHOSAURIER

(Diapsida, Sauropterygia; Trias)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

SABINE SCHMIDT

aus

Kirchen/Sieg

1986

LOKOMOTION UND LEBENSWEISE DER NOTHOSAURIER

(Diapsida, Sauropterygia; Trias)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

SABINE SCHMIDT

aus

Kirchen/Sieg

1986

Tag der mündlichen Prüfung:	4. Februar 1986
Dekan:	Prof. Dr. W. Bayh
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. W.-E. Reif
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. F. Westphal

Vorwort:

Die vorliegende Arbeit entstand mit finanzieller Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des SFB 53 "Palökologie" im Teilprojekt D 50 innerhalb des Projektbereiches D "Konstruktionsmorphologie" auf Anregung von Prof. W.-E. REIF.

Ich danke besonders Prof. F.WESTPHAL und Prof. W.-E.REIF für die Betreuung der Arbeit und allen Kollegen im "Arbeitskreis Wirbeltierpaläontologie" am Geol.-Paläontol. Institut Tübingen für Diskussionen zum Thema, namentlich Dipl. Biol. E.FREY und Dipl.Biol.Dr.J.RIESS für die notwendige Hilfe von zoologischer Seite.

Weiterhin danke ich Dr.R. WILD, Stuttgart, für die freundliche Unterstützung durch Diskussionen, Hinweise und das wiederholte Bereitstellen von Fossilmaterial, Dr.J.L.SANZ, Madrid, und Dr.R.L.CAROLL, Montreal, die unveröffentlichte Manuskripte zur Verfügung stellten, Dr.L.B. HALSTEAD, Reading, Dr.K.FISCHER, Berlin, und Dr.D.P.DOMNING, Washington, für Auskünfte und Ratschläge, Herrn H.HAGDORN, Ingelfingen, für eine Einführung in den Hohenloher Muschelkalk und das Bereitstellen von Fossilmaterial, Dr.W.-D. HEINRICH, Berlin, Dr.Angela MILNER, London, Dr.O.RIEPPEL, Zürich, Dr.P.WELLNHOFER und Dr.G.SCHAIRER, München, Dr.S.RITZKOWSKI, Göttingen, Dr.K.KLEMMER und Dr.G.PLODOWSKI, Frankfurt, und Frau K.RIEDELSBERGER, Heidelberg, für ihre Hilfsbereitschaft bei meinen Aufenthalten an den Museen und Instituten, meinem Bruder KONRAD SCHMIDT, Wiesbaden, der die Nothosaurier-Rekonstruktionen zeichnete, Herrn W.WETZEL, Tübingen, für zahlreiche phototechnische Arbeiten und allen anderen, die mich unterstützten.

INHALT

1. Einleitung 1

1.1. Literaturübersicht 4

1.2. Regionale und stratigraphische Verbreitung der Nothosaurier 5

1.3. Arbeitsmaterial 7

2. Grundlagen der Schwimmbiophysik 9

3. Allgemeine Anatomie der Nothosaurier 12

4. Spezielle Anatomie, Lokomotion und Ökologie der Nothosaurier 21

4.1. Gruppe 1: Nothosaurus im Oberen Muschelkalk und Parthanosaurus (Ladin) 22

4.2. Gruppe 2: Ceresiosaurus (Ladin) 46

4.3. Gruppe 3: Nothosaurus im Unteren Muschelkalk, Lariosaurus (Ladin-Karn) und Paranothosaurus (Anis/Ladin) 54

4.3.1. Proneusticosaurus (Unterer Muschelkalk) 65

4.4. Gruppe 4: Simosaurus (Oberer Muschelkalk) 75

4.5. Gruppe 5: Die Pachypleurosaurier 83

5. Ergebnisse 92

6. Literaturverzeichnis 96

Zusammenfassung

Die funktionelle Analyse der Nothosaurier zeigt, daß innerhalb dieser triadischen Reptilgruppe unterschiedliche Bewegungsapparate entwickelt wurden. Daraus lassen sich verschiedene Arten der Lokomotion und Aussagen zur Ökologie der Nothosaurier ableiten.

Abstract

A functional analysis of nothosaurs proves the diversity among these Triassic reptiles. They had different locomotor apparatuses, indicating different kinds of locomotion, of aquatic adaptation and ecology.

1. Einleitung

Von MÜNSTER (1834) als "wunderbares Reptil" (S.522), "welches die Eigenthümlichkeiten mehrerer Thiergeschlechter in sich vereinigte" (S.525) beschrieben und deshalb mit dem Namen "Bastardsaurier" versehen, erfuhr Nothosaurus in Bezug auf die Lebensweise und speziell die Fortbewegung unterschiedliche Beurteilungen. Ergebnisse ökologischer Untersuchungen an einzelnen Gattungen wurden in vielen Fällen auf die gesamte Gruppe der Nothosaurier übertragen.

STEINMANN & DÖDERLEIN (189o) gehen von terrestrischen Vorfahren der Nothosaurier aus und sehen die Gliedmaßen als "noch wenig von Gehfüßen verschieden" (S.627).

ABEL (1912) stimmt mit STROMER von REICHENBACH (1912) darin überein, daß die sekundär aquatischen Nothosaurier noch auf dem Lande zu gehen vermochten und durch Rudern mit beiden Beinpaaren schwammen.

MÜLLER (1968) schließt aus dem Bau der Extremitäten ebenfalls auf amphibische Lebensweise.

COLBERT (1980) nimmt an, daß die aquatische Lokomotion der Nothosaurier Paddeln war und interpretiert Kiefer und Gebiß dieser Reptilien als Fischfalle. Die terrestrische Fortbewegung der Nothosaurier vergleicht er mit der von Seehunden und Seelöwen. COLBERT beachtet dabei nicht, daß sich Seelöwen und Seehunde auf dem Land ganz unterschiedlich fortbewegen. Die hinteren Flossenfüße der Seelöwen (Fam. Otariidae) "können nach vorn unter den Bauch gebracht werden; dadurch ist (ihnen) auf dem Trockenen ein humpelnder Gang auf allen vieren möglich"(PEDERSEN & WENDT 1972, S.375). "An Land können sie auf kürzere Strecken erstaunlich schnell laufen" (ebenda, S.376). Seehunde (Fam. Phocidae) dagegen "rutschen und "robben" auf dem Land" und "ihre Hinterfüße (sind) nicht zum Gehen geeignet" (PEDERSEN & WENDT 1972, S.395).

Eine weitgehende Anpassung an aquatische Verhältnisse mit nahezu völligem Verlust der Lokomotionsfähigkeit auf festem Boden leitet PEYER (1938) vom Nothosaurier-Skelett ab.

Als Begründung nennt er hauptsächlich biostratinomische Fakten. PEYERs These wird in Kap. 4.3. behandelt.

HUENE (1952) betont ebenfalls die aquatische Lebensweise und charakterisiert Nothosaurier gemeinsam mit Plesiosauriern als "Wasserraubtiere" (S.409), die zum Erfassen schwimmender Beute spezialisiert gewesen seien.

CAROLL & GASKILL (1985) entwerfen, ausgehend von der Neubeschreibung des Pachypleurosaurus edwardsii, ein aquatisches Lokomotionsmodell für die Nothosaurier und diskutieren die Möglichkeit, von diesem die Schwimmweise der Plesiosaurier abzuleiten. Sie legen dabei ein Modell nach GODFREY (1984) zugrunde, nach dem das Plesiosaurier-Schwimmen eine Kombination aus "Unterwasserflug" und Rudern war. Nach ROBINSON (1975) war das Schwimmen der Plesiosaurier ein "Unterwasserflug". Bei dieser Schwimmweise funktioniert die Extremität wie bei Seeschildkröten und Pinguinen als Tragfläche. Die Bewegungsbahn der Flossenspitze ist eine 8-förmige Figur. Sowohl Aufschlag als auch Abschlag erzeugen dabei Antrieb.

Die ganze Problematik der funktionellen Deutung des Nothosaurier-Skelettes drückt sich aus in ROMERs (1966) ratloser Feststellung, daß die Gliedmaßen der Nothosaurier zum Gehen wie zum Schwimmen gleichermaßen ungeeignet waren.

Warum die Bestimmung der Fortbewegungsart so schwierig war und die Ergebnisse so unterschiedlich ausfielen, wird ebenfalls aus ROMERs Aussage klar. Es wurden einzelne Merkmale, z.B. der Bau der Gliedmaßen oder des Gebisses oder gar sedimentologische Phänomene der einbettenden Schichten isoliert betrachtet und ausgewertet.

Dagegen versucht die vorliegende Arbeit, einen Bewegungsapparat jeweils in seiner Gesamtheit zu erfassen und zu rekonstruieren. Zu diesem Zwecke werden im Anschluß an eine Einführung in die allgemeine Anatomie der Nothosaurier bestimmte, bei verschiedenen Gattungen wiederkehrende, skelettanatomische Merkmalskombinationen herausgearbeitet und bezüg-

lich ihrer Funktionalität gedeutet. Die Nothosaurier werden nach rein funktionsmorphologischen Gesichtspunkten in Gruppen eingeteilt, deren Ökologie getrennt behandelt wird.

Die funktionelle Interpretation erfolgt einerseits anhand von Vergleichen der fossilen Strukturen mit rezenten Organismen, indem von ähnlichen Konstruktionen auf ähnliche Funktionen geschlossen wird, andererseits mit Hilfe biomechanischer Analysen. Von einer genauen Rekonstruktion der Muskulatur wurde abgesehen, da ein solcher Versuch allein aufgrund der Tatsache, daß fleischige Muskelansätze nicht fossil überlieferbar sind, unrealistisch erscheint. Es wurde, ausgehend von einem generalisierten Reptil-Muskelsystem, anhand eindeutig sichtbarer Muskelansatzstellen, wie z.B. Trochantern, und der besonderen Ausbildung bestimmter Knochen, wie z.B. der flächenmäßigen Vergrößerung der Coracoide, auf die Bedeutung einzelner Muskelgruppen geschlossen und daraus ein biologisch sinnvolles Modell erstellt.

1.1. Literaturübersicht

Im Jahre 1834 stellte Graf zu MÜNSTER die Gattung Nothosaurus für ein unvollständiges, postcraniales Skelett aus dem Oberen Muschelkalk von Bayreuth auf. Bereits vorher gefundene Schädelreste aus diesen Schichten wurden von ihm derselben Gattung zugeordnet. H.v.MEYER (1847-1854) gab eine umfassende Beschreibung der damals bekannten Nothosaurier-Fauna.

Mit BALSAMO-CRIVELLI (1839), CURIONI (1847) und CORNALIA (1854) begann die Bearbeitung der Nothosaurier der Alpinen Trias. Die ersten aus dieser Fazies benannten Gattungen waren Pachypleurosaurus und Lariosaurus. Spätere systematische Grabungen lieferten außer zahlreichen Pachypleurosauriern, untersucht von ZANGERL (1935), Skelette von Ceresiosaurus (PEYER 1931) und Paranothosaurus (PEYER 1939). Während diese Funde dank ihrer Vollständigkeit Aussagen zur Ökologie erlaubten, mußten Publikationen über Nothosaurier der Germanischen Trias vorwiegend aus schädelanatomischen Abhandlungen bestehen (KOKEN 1890, 1893; JAEKEL 1905; HUENE 1921; EDINGER 1921).

Das besterhaltene Nothosaurus-Exemplar aus dem epikontinentalen Bereich der Trias Mitteleuropas, ein samt Schädel überliefertes Rumpf- und Gliedmaßenskelett, veröffentlichte SCHRÖDER (1914) als neue Spezies Nothosaurus raabi (Unterer Muschelkalk, Rüdersdorf b. Berlin).

Der einzige zur Gruppe der Nothosaurier gestellte Fund aus Nordamerika wurde von CASE (1936) als Vertreter der neuerrichteten Gattung Corosaurus publiziert.

Eine detaillierte Schilderung der Geschichte der Nothosaurier-Forschung bis in die 30er Jahre geben PEYER (1931, 1933, 1939) und ZANGERL (1935).

Im Jahre 1948 beschrieben YABE & SHIKAMA einen neuen Nothosaurier aus der Unteren Trias von Japan. Nach HALSTEAD (mdl. Mitt.) handelt es sich jedoch bei dem Fund um einen Ichthyosaurier. Es folgten Arbeiten über Sauropterygier der chinesischen Trias von YOUNG (1958, 1959,1960), WANG (1959) und YOUNG & DONG (1972).

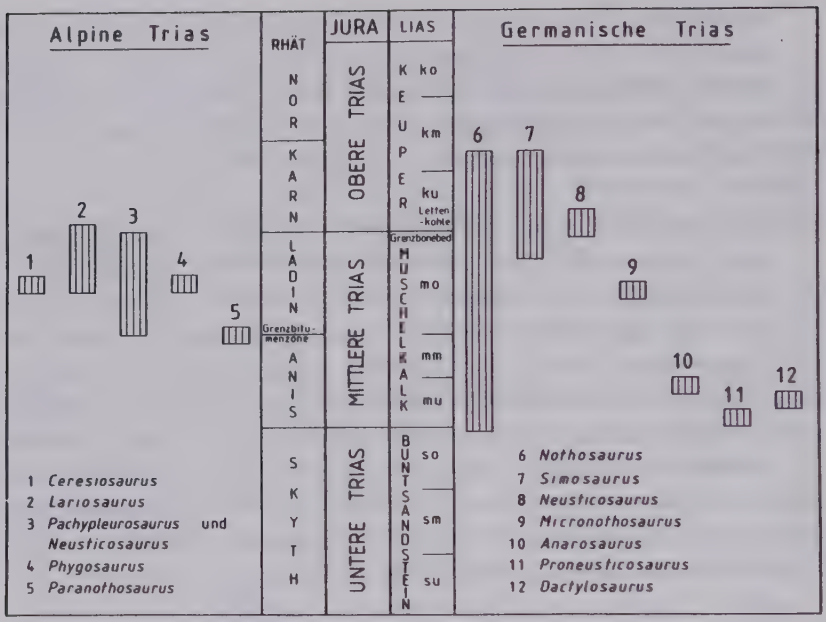
HUENE (1957) stellte die Gattung Elmosaurus auf. HAAS (1963) machte die Gattung Micronothosaurus aus dem Oberen Muschelkalk von Palästina bekannt. Aus den östlichen Pyrenäen beschrieb MAZIN (1985) Lariosaurus. SANZ (1976, 1980, 1983a) bearbeitete die Nothosaurierfauna der spanischen Trias.

Die Vorschläge zur systematischen Einteilung der Nothosaurier sind zahlreich (u.a. VOLZ 1902, HUENE 1952, TATARINOV & NOVOSHILOV 1964). SAINT-SEINE in PIVETEAU (1955) und MÜLLER (1968) folgen PEYER (1933) und unterscheiden die Familien N o t h o s a u r i d a e und P a c h y p l e u r o s a u r i d a e. ROMER (1966) führt Nothosauria als Unterordnung der Ordnung Sauropterygia seiner Unterklasse Euryapsida, womit COLBERT (1980) übereinstimmt und fügt die Familie S i m o s a u r i d a e hinzu. SANZ (1985) teilt die Ordnung Sauropterygia in die Unterordnungen Pachypleurosauria, Nothosauria, Pistosauria und Plesiosauria.

1.2. Regionale und stratigraphische Verbreitung der Nothosaurier

Nothosaurierreste kommen in marinen und marin-brackischen Sedimenten der Trias vor. In diesem Zusammenhang wichtige Fossillagerstätten sind die Grenzbitumenzone (Anis/Ladin) des Tessins und deren hangende Kalke, das Grenzbonebed (mo_3) in Süddeutschland, die triadischen Bonebeds in Karsthohlräumen der devonischen Kalke von Gliny bei Krakau und die dolomitischen Plattenkalke des "Muschelkalk superior" von Montral (Prov. Tarragona, Spanien). Eine Fundstelle im Unteren Keuper ist Hoheneck bei Ludwigsburg.

Wegen der guten Aufschlußverhältnisse durch Tagebaue lieferten der Obere Muschelkalk von Bayreuth, die orbicularis-Schichten (mu_2) von Rüdersdorf bei Berlin und der Untere Muschelkalk von Oberschlesien wertvolle Funde. Der heutige,



Tab. 1. Stratigraphische Verbreitung der Nothosaurier in der Germanischen Trias und der Alpinen Trias des Tessins.

großmaschinelle Abbau erlaubt nur noch selten die Bergung von Fossilmaterial.

In der Germanischen Fazies sind Nothosaurierreste außerdem aus den mitteltriadischen Sedimenten Rumäniens, Frankreichs, der spanischen Provinz Teruel und Palästinas beschrieben. Die chinesische Trias führt ebenfalls Nothosaurier. In Nordamerika kommt im untertriadischen "Alcova limestone" die Gattung Corosaurus vor.

HALSTEAD (1967) nennt Funde aus Tunesien und Indien und sieht in der Verbreitung der Nothosaurier die Küstenlinie der Tethys nachgezeichnet. Tatsächlich sind alle genannten Sedimente im flachen Wasser oder landnah gebildet und geben einen ersten Hinweis auf den Lebensraum der triadischen Sauropterygier. Die genaue stratigraphische Position der

Nothosaurier-Gattungen der Alpinen Trias des Tessins und der Germanischen Trias zeigt Tab. 1.

Einige Wirbelfunde (Slg. HAGDORN Nr.1177, BSP) sprechen dafür, daß Paranothosaurus, dessen vollständiges Skelett aus der mittleren Trias des Monte San Giorgio (Tessin) bekannt ist, auch im Oberen Muschelkalk Süddeutschlands vorkommt. Ein Humerus aus dem Oberen Muschelkalk von Bayreuth, abgebildet bei v.MEYER (1847-54) Tab.45,Fig.1, Schultergürtelfragmente (ebenda, Tab.30, Fig.1) und ein Coracoid (NMBPM Nr. MB. I.046.25.) weisen auf Ceresiosaurus im Oberen Muschelkalk hin. Diese Beobachtungen sind, ebenso wie das Vorkommen von Lariosaurus im "Muschelkalk superior" (Spanien), in Tab. 1 nicht berücksichtigt.

1.3. Arbeitsmaterial

Bedingt durch Erhaltungszustand und Zugänglichkeit des Materials konnten die Gattungen Nothosaurus, Ceresiosaurus, Paranothosaurus, Lariosaurus, Simosaurus, Pachypleurosaurus, Neusticosaurus, Phygosaurus, Anarosaurus und Dactylosaurus in die Studien einbezogen werden.

Bearbeitet wurde Material aus folgenden Sammlungen:

- Staatliches Museum für Naturkunde/Stuttgart (SMNS): Nothosaurus, Simosaurus, Neusticosaurus, Anarosaurus (Abguß).
- Institut und Museum für Geologie und Paläontologie/ Tübingen (GPIT): Nothosaurus, Simosaurus, Neusticosaurus, Nothosaurierfauna des Unteren Muschelkalkes von Gogolin (Polen).
- Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie/München (BSP): Nothosaurus, Simosaurus, Lariosaurus, Paranothosaurus, Neusticosaurus.
- Forschungsinstitut Senckenberg/Frankfurt (SMF): Nothosaurus, Lariosaurus, Dactylosaurus (Abguß).

- Geologisch-Paläontologisches Institut/Göttingen (GPIG): Nothosaurus.
- Geologisch-Paläontologisches Institut/Heidelberg (GPIH): Nothosaurus.
- Sammlung H.HAGDORN/Ingelfingen: Nothosaurus, Simosaurus, Paranothosaurus.
- Naturkundemuseum der Humboldt-Universität, Paläontologisches Museum/Berlin (NMBPM): Nothosaurus, Paranothosaurus, Ceresiosaurus.
- Paläontologisches Institut und Museum der Universität/Zürich (PIUZ): Paranothosaurus, Ceresiosaurus, Pachypleurosaurus, Neusticosaurus, Phygosaurus.
- British Museum (Natural History)/London: Nothosaurus, Neusticosaurus.
- Department of Geology/Reading: Nothosaurus
- Sammlung HALSTEAD/Reading: Nothosaurierfauna von Gliny bei Krakau (Polen).

2. Grundlagen der Schwimmbiophysik

Organismen schwimmen, indem sie Viskositätskräfte oder Trägheitskräfte des umgebenden Mediums zur Fortbewegung nutzen. Für die Bewegungsphysiologie ist die Reynoldszahl (Re) von großer Bedeutung. Die Reynoldszahl, eine dimensionslose Konstante, ist der Quotient aus dem Produkt "Strömungsgeschwindigkeit (v) mal Länge des bewegten Körpers (l)" und der "dynamischen Viskosität (ny)" des umströmenden Mediums:

$$Re = \frac{v \times l}{ny}$$

Sie ist auch ein Maß für das Verhältnis von Trägheitskräften zu Viskositätskräften. Da die Reynoldszahl eine Funktion der Länge des umströmten Körpers und der Geschwindigkeit ist, ändern sich die hydrodynamischen Bedingungen mit der Größe und der Geschwindigkeit eines schwimmenden Tieres:
Im niedrigen Reynoldszahlenbereich, also bei kleinen Tieren oder geringen Geschwindigkeiten, sind die Viskositätskräfte groß. Sehr kleine Tiere, wie z.B. Einzeller, nutzen deshalb zur Fortbewegung vorwiegend die viskosen Kräfte des Mediums. Für sie ist es energetisch günstig, zu rudern oder zu paddeln. Mit zunehmender Größe und Geschwindigkeit von Tieren gewinnen die Trägheitskräfte an Bedeutung. Der Antrieb erfolgt dann entweder durch Rückstoß, Schlängeln oder durch Erzeugen von Vortriebskräften mit Hilfe von Flossen, die Tragflächenprofil aufweisen (REIF 1981). Die Flossen wirken in diesem Fall wie Flügel. Die Schwimmweise der betreffenden Tiere wird als "Unterwasserflug" bezeichnet.

Rudern, Paddeln und "Unterwasserflug" sind paraxiale Schwimmweisen, bei denen der Antrieb durch die Extremitäten erzeugt wird. Die Kraft wird außerhalb der Körperachse auf das Wasser übertragen. ROBINSON (1975) hat die Unterschiede zwischen den einzelnen paraxialen Antriebsarten aufgezeigt: Beim "Unterwasserflug" erfolgt der Antrieb kontinuierlich, denn sowohl Aufschlag als auch Abschlag erzeugen Antrieb; ein Rückholschlag ist nicht erforderlich.

Beim Rudern und Paddeln erfolgt der Antrieb diskontinuierlich. Nach einem Antriebsschlag folgt ein Rückstellschlag, der keinen Antrieb liefert, sondern zusätzlich Energie verbraucht. Der Unterschied zwischen Rudern und Paddeln besteht darin, daß beim Rudern das Extremitätenpaar in einer horizontalen Ebene geführt wird (z.B. bei Sumpfschildkröten, Weichschildkröten, Schlangenhalsschildkröten, Fröschen), während es beim Paddeln in einer vertikalen Ebene geführt wird (z.B. bei Ottern, Schnabeltieren, Seetauchern, Kormoranen) (REIF 1981).

Die physikalischen Grundlagen des Ruderns und die anatomischen Kennzeichen rudernder Tiere wurden ebenfalls von ROBINSON (1975) ausgearbeitet: Beim Rudern greift das Blatt am Wasserwiderstand an; der Schaft wirkt als Hebel und bewegt das Boot vorwärts. Ein Ruderblatt sollte deshalb nicht stromlinienförmig sein; die zweckmäßigste Gestalt ist im Gegenteil die einer flachen Platte senkrecht zur Strömungsrichtung. Ein Vorteil kann außerdem durch rechteckigen, ovalen oder fächerförmigen Umriß des Blattes erzielt werden, indem die hinter dem Ruder entstehenden und zusätzlich Vortrieb erzeugenden Turbulenzen ausgenutzt werden. Ein Ruder, das distal schmäler wird, ist nach ROBINSON weniger effektiv wegen der nach außen abnehmenden Turbulenzen.

Gliedmaßen sekundär aquatischer Vertebraten, z.B. von Ente, Otter und Weichschildkröte, die zum Rudern oder Paddeln benutzt werden, sind flach und distal verbreitert.
Eine andere Optimierungsmethode für die rudernde Schwimmweise ist die Verkürzung des Segmentes distal vom Muskelansatz, was beim echten Ruder einer Verkürzung des außerhalb vom Befestigungspunkt am Boot gelegenen Teiles und somit einer Verlängerung des inneren Hebelarmes gleichkommt (ROBINSON 1975).
Weitere Konstruktionsmerkmale rudernder Tiere sind nach ROBINSON Rückverlegung der Hauptmuskelmassen hinter das Glenoid, Vergrößerung des Muskelquerschnittes und Auffächerung der Muskulatur. Der Humerus ist dadurch gekennzeichnet, daß die Muskelinsertionsstellen anterior und posterior am stärksten entwickelt sind.

Wenn die Kraft in der Körperachse auf das Wasser übertragen wird, bezeichnet man den Antrieb als axial. Axialer Antrieb durch Schlängelschwimmen ist sowohl im Bereich kleiner als auch großer Reynoldszahlen möglich. Schlängelnd schwimmen so kleine Organismen wie z.B. Flagellaten wie auch größere Wirbeltiere, z.B.Krokodile. Am Beispiel der Krokodile zeigt sich auch, daß die Art der aquatischen Lokomotion in hohem Maße von der Geschwindigkeit abhängt: Nach Beobachtungen von FREY (1982) schwamm ein Krokodil (Osteolaemus tetraspis) bei niedriger Geschwindigkeit paraxial. Die Vorderextremitäten führten dabei Ruderbewegungen aus; die Bewegungen der Hinterextremitäten stellten einen eigenen, krokodilischen Typus von Verdrängungsschwimmen dar. Mit dieser Antriebsart erreichte das Krokodil eine maximale Geschwindigkeit von über 20cm/sec.. Beim rein axialen Schwimmen wobei das Krokodil den Antrieb ausschließlich mit dem Schwanz erzeugte, war die Durchschnittsgeschwindigkeit bedeutend höher als bei der paraxialen Fortbewegung; die errechneten Werte lagen zwischen 40 cm/sec. und 100 cm/sec..

Bei der Rekonstruktion der Schwimmweise fossiler Tiergruppen ist deshalb eine rein physikalische Analyse nicht angebracht. Nicht allein die Energiebilanz ist ausschlaggebend, sondern auch die ökologische Anforderung. Für ein aquatisches Tier muß nicht die schnellstmögliche Schwimmweise angenommen werden, wenn nicht nachgewiesen ist, daß es schwimmend schnelle Beute jagte.

Hinzu kommt, daß eine Lokomotionsart nicht in jedem Falle klassifiziert werden kann. Unter rezenten Vertebraten kommen nicht selten Hybridantriebe vor. Der grüne Leguan (Iguana iguana) beispielsweise führt ein Schlängelschwimmen durch, bei dem die Vorderbeine besonders zur Anfangsbeschleunigung und die Hinterbeine zur Balance beim Innehalten gebraucht werden (KÜHNKE 1982).

Weiterhin ist zu beachten, daß ein Unterschied zwischen dem Schwimmen an und unter der Wasseroberfläche besteht.
Die strömungstechnischen Bedingungen sind unter Wasser günstiger als an der Oberfläche, da die Umströmung vollständig ist.

3. Allgemeine Anatomie der Nothosaurier

Nothosaurier waren vierfüßige, langhalsige Echsen. Ihre Körpergröße reichte von ca. 0,3 m bei der kleinsten Gattung (Dactylosaurus) bis zu ca. 6 m (Nothosaurus im Oberen Muschelkalk). Nach der Rippenform zu urteilen, muß der Rumpf von hochovalem Querschnitt gewesen sein. Integumentreste wurden bisher nur von zwei Pachypleurosaurier-Exemplaren beschrieben. ZANGERL (1935) erkennt in einem Hautfragment an der Unterseite des Schädels rundliche, imbrizierende Schuppen, in einem Hautrest an der Schwanzwirbelsäule nicht imbrizierende Schuppen. Hautverknöcherungen sind nicht bekannt.

Schädel: Der Schädel der Nothosaurier besitzt eine obere Temporalöffnung. Der Temporalbogen ist schmal und besteht bei der Mehrzahl der Gattungen aus Postorbitale und Squamosum. Das Jugale ist reduziert. Das Schädeldach ist flach; Nasen-, Augen- und Schläfenöffnungen liegen weitgehend dorsal. Knöcherne Scleralplatten wurden bei Paranothosaurus und Pachypleurosaurus gefunden. Der Schädel ist akinetisch und monimostyl. Das Gaumendach ist geschlossen; die einzigen Durchbrüche sind die Choanen. Das thekodonte Gebiß ist einreihig und auf die Kieferränder beschränkt. Stäbchenförmige Knochen könnten als Reste des Zungenbeinapparates gedeutet werden.

Wirbelsäule: Die Wirbelkörper sind leicht konkav.
Sie sind durch eine Naht mit den Neuralbögen verbunden. Außer durch Zygapophysen gelenken die Wirbel untereinander durch eine Zygosphen-Zygantrum-Verbindung.
Halswirbelsäule: Die Zahl der Halswirbel schwankt zwischen annähernd 17 (Pachypleurosaurus) und 25 (Ceresiosaurus). An den vordersten Halswirbeln ist zur Artikulation mit den Rippen eine Parapophyse ausgebildet. Bei den folgenden Halswirbeln besteht diese aus zwei übereinander liegenden Gelenkfacetten, die durch einen horizontalen Einschnitt voneinander getrennt sind. In der hinteren Halsregion beginnen die beiden Gelenkfortsätze der Parapophyse sich allmählich dorsalwärts zu ver-

schieben. Der obere Fortsatz geht nun vom Wirbelbogen aus und ist als Diapophyse zu bezeichnen. Bei den hintersten Halswirbeln wird die Parapophyse immer kleiner, die Diapophyse immer größer.
Rumpfwirbelsäule: Ab dem ersten Rumpfwirbel tritt der Querfortsatz als einheitliche Diapophyse in Erscheinung. Ihr Querschnitt ist hochoval. Die laterale Ausdehnung der Querfortsätze nimmt zur Sacralregion hin ab. Die Zahl der Rumpfwirbel liegt zwischen etwa 2o und 25.
Sacralwirbelsäule: Die Diapophyse der Rumpfwirbel geht wieder in eine Parapophyse über. Der Querfortsatz ist sehr kurz; er ragt seitlich nicht über die Zygapophysen hinaus. Nothosaurier hatten 3 bis 6 Sacralwirbel.
Schwanzwirbelsäule: Der Querfortsatz liegt völlig am Wirbelkörper und ist kurz. Der vordere Teil der Schwanzwirbelsäule trägt Hämalbögen. Die Wirbelzahl schwankt beträchtlich.

Rippen: Entsprechend den transversalen Fortsätzen der Wirbel sind die vordersten Halsrippen einköpfig, die übrigen Halsrippen zweiköpfig und Rumpf-, Kreuzbein- und Schwanzrippen wieder einköpfig. Die Halsrippen liegen horizontal und besitzen die Form eines Axtblattes. Caudalwärts entwickelt sich ihr anteriorer Fortsatz zurück, ihre Länge nimmt zu. Das distale Ende richtet sich immer mehr nach ventral aus, bis die dorsoventrale Orientierung der Rumpfrippen erreicht ist. Die Rumpfrippen sind craniocaudal abgeflacht; ihr Gelenkkopf hat hochovalen und leicht 8-förmigen Umriß. Die stärkste Krümmung der Rumpfrippen liegt im proximalen Teil. Im Bereich der Krümmung tragen sie an der craniodorsalen Seite eine knöcherne Leiste. Zwei bis drei Rippenpaare können bei den meisten Nothosaurier-Gattungen als Lendenrippen bezeichnet werden. Die Ausbildung der Sacralrippen ist unterschiedlich (s. spez. anat. Teil). Die Schwanzbasis trägt Rippen, deren Querschnitt dorsoventral flach ist und die bei dorsaler Ansicht lanzettförmig erscheinen.

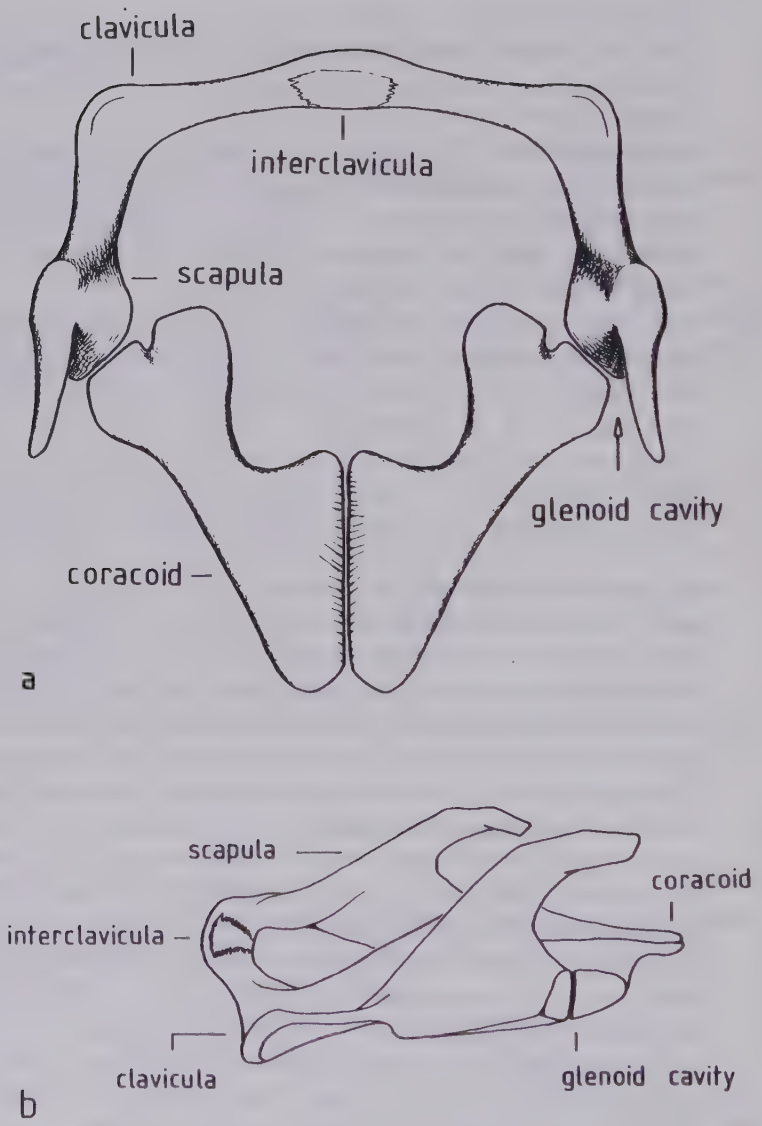


Abb.1: Schultergürtel eines Nothosauriers
a) dorsal b) lateral

Fig.1: Shoulder girdle of a nothosaur
a) dorsal view b) lateral view

Schultergürtel:Der Schultergürtel besteht aus Interclavicula, Claviculae, Scapulae und je einem knöchernen Coracoid auf beiden Hälften. Interclavicula, Claviculae und Scapulae sind sutural miteinander verbunden. Sie bilden gemeinsam eine starre Struktur und formen den vorderen Bogen des Schultergürtels (Abb. 1). Die Interclavicula ist oval, dreieckig oder T-förmig. Sie wird lateral von den Clavikeln umschlossen. Diese verlaufen zunächst von median nach außen, biegen dann nach hinten um und treffen auf den craniodorsalen Teil der Scapula. Dort, wo die Clavikeln nach caudad umbiegen, sind sie flach und verbreitert, so daß ihr Außenrand einen nach distal konvexen Bogen bildet. Die Scapula ist in ihrem ventralen Teil erweitert. Die Stelle einer Scapularplatte nimmt ein kurzer, dorsocaudaler Fortsatz ein. Scapula und Coracoid bilden die Gelenkgrube für den Oberarm. Diese liegt lateral mit einer leichten Drehung der Öffnung nach hinten. Die Coracoide sind große Knochenplatten. Cranial vom glenoidalen Teil des Coracoids schließt sich die scapulare Artikulationsfläche an. Von hier aus leitet der tief konkave Vorderrand des Coracoids zur Symphyse über. Dorsal schlossen die Coracoide primär einen Winkel von etwas weniger als 180^{o} zwischen sich ein. Vom posterioren Ende der Coracoidsymphyse führt der caudale Rand des Coracoides in schwach konkavem Bogen nach craniolaterad zum Glenoid. Von ventral und dorsal betrachtet, stellt der Schultergürtel einen unter dem Rumpf liegenden Knochenring dar.

Beckengürtel: Ebenso wie am Schultergürtel sind die dorsalen Elemente reduziert und die ventralen großflächig ausgebildet (Abb. 2). Das Ilium ist klein und niedrig; es besitzt keine große, plattige Darmbeinschaufel, sondern nur einen kurzen anterioren und ebensolchen posterioren Fortsatz (Abb. 3). Zur Gelenkung mit den Sacralrippen sind keine besonderen Artikulationsflächen ausgebildet. Die distalen Enden der Sacralrippen lagen der medianen Fläche des Iliums auf. Diese Fläche fällt zur Sagittalebene hin ein; sie ist, wie die dorsale Iliumfläche, unregelmäßig skulturiert und rauh.
Pubis und Ischium sind als große Platten ausgebildet.

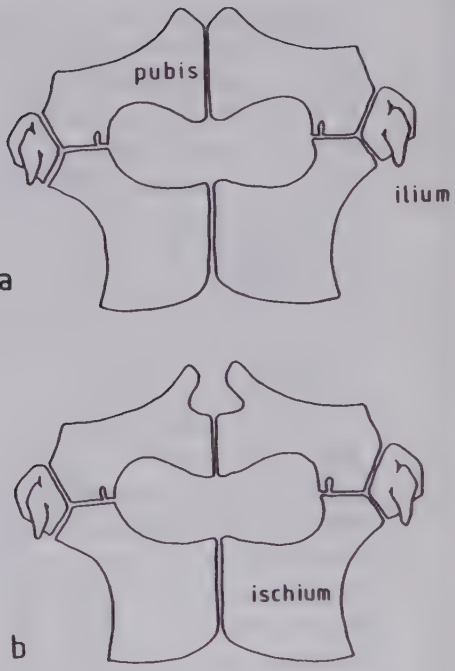


Abb.2: Beckengürtel eines Nothosauriers aus a) Unterem, b) Oberem Muschelkalk; dorsal.

Fig.2: Pelvis of a nothosaur from the a) Lower, b) Upper Muschelkalk; dorsal view.

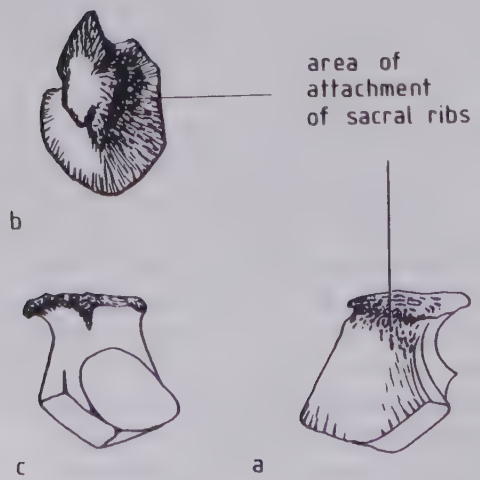


Abb.3: Ilium in a) medialer, b) dorsaler und c) lateraler Ansicht. Eine Iliumschaufel und besondere Gelenkflächen für Sacralrippen sind nicht vorhanden.

Fig.3: Ilium in a) medial, b) dorsal and c) lateral view. An iliac blade and articulation facets for sacral ribs are lacking.

Beide Knochen sind proximal ihres acetabularen Teiles eingeschnürt und dehnen sich medianwärts fächerartig aus. Pubes und Ischia bilden median zwei Symphysen; dorsal schließen sie jeweils einen stumpfen Winkel ein. Die posterioren Ränder der Pubes und die anterioren Ränder der Ischia umrahmen ein großes Foramen puboischiadicum. Distal ist das Pubis am caudalen Rand eingeschnitten oder von einem Foramen obturatorium durchbohrt. Bei einigen Formen sind die Pubes medianwärts in zwei Äste gespalten, von denen nur die posterioren die Pubessymphyse bilden (Abb. 2). Alle drei Beckenelemente sind an der Bildung des nach lateral weisenden Acetabulums beteiligt (Abb. 4).

Gliedmaßen (Abb. 5,6): Die Extremitäten sind fünfstrahlig. Für die Gattungen Ceresiosaurus und Lariosaurus ist Hyperphalangie nachgewiesen. Unterarm- und Unterschenkelknochen sind gegenüber Humerus und Femur verkürzt.

Humerus: Der Humerus ist der massigste Knochen des Nothosaurier-Skelettes. Es ist ein Foramen entepiconylare vorhanden. Das proximale Humerusende ist dorsoventral verdickt; distal ist der Humerus dorsoventral abgeflacht und, aus dorsaler Sicht, verbreitert. Der proximale Humeruskopf ist durch deutlich ausgeprägte Muskelinsertionsstellen gekennzeichnet.

Radius und Ulna: Radius und Ulna sind langgestreckte, dorsoventral abgeplattete Knochen. Die proximalen Enden sind verbreitert. Die Ulna ist kürzer und breiter als der Radius. Der ulnare Rand des Radius ist zur Ulna konkav gebogen; der äußere Radiusrand ist nach außen leicht konvex oder gerade. Der Außenrand der Ulna ist geradegestreckt; ihr radialer Rand bildet einen zum Radius konkaven Bogen. Die proximalen Enden von Radius und Ulna sind zum Humerus hin konvex gebogen. Die distalen Enden sind eben. Ein knöchernes Olecranon ist nicht ausgebildet.

Carpus: Die Verknöcherung im Carpus ist gering; er besteht aus scheibenförmigen Knochen, deren anatomische Einordnung unterschiedlich gehandhabt wird. Es liegen drei proximale Elemente, nach ROMER (1956) wahrscheinlich Radiale, Inter-

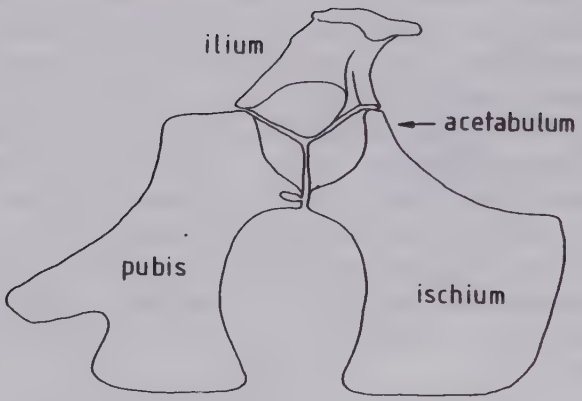
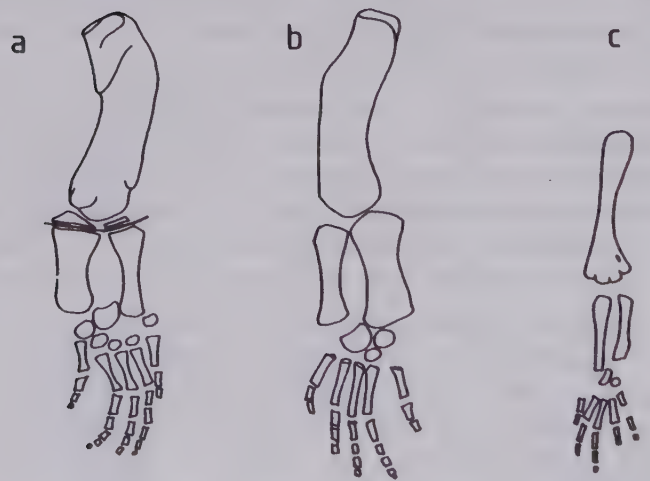


Abb.4: Laterale Ansicht der linken Beckenhälfte.

Fig.4: Lateral view of the left half of the pelvis.



NOTHOSAURIAN FORELIMBS

Abb.5: Vorderextremität von a) Ceresiosaurus, rechts, ventral; b) Lariosaurus, rechts, dorsal; c) Neusticosaurus, links, dorsal.

Fig.5: Fore limbs of a) Ceresiosaurus, right, ventral view; b) Lariosaurus, right, dorsal view; c) Neusticosaurus, left, dorsal view.

medium und Ulnare, und bis zu fünf distale Carpalia vor.

Metacarpus: Die Metacarpalia sind von rundlichem Querschnitt, der nach beiden Enden hin zunimmt. Das erste Metacarpale ist stets das kürzeste, das fünfte stets das zweitkürzeste. Die relative Länge der Metacarpalia II, III und IV ist unterschiedlich.

Phalangen: Die Phalangen sind zylinderförmig mit einer Einschnürung in der Mitte. Die Endphalangen sind meist spitz und trugen wahrscheinlich Krallen. Neben Hyperphalangie kommen normale Phalangenformeln und Phalangenreduzierung vor.

Femur: Das Femur ist bei der Familie Nothosauridae (sensu SAINT-SEINE 1955) leicht sigmoidal gebogen, bei der Familie Pachypleurosauridae (sensu SAINT-SEINE 1955) geradegestreckt. In der Mitte der Länge ist der Querschnitt rund und am geringsten. Das Proximalende hat gerundet dreieckigen Querschnitt. Die distale Gelenkfläche ist je nach Gattung unterschiedlich.

Tibia und Fibula: Beide Knochen sind dorsoventral flach. Beide nehmen proximal und distal an Breite zu. Die Tibia ist fast geradegestreckt; die Fibula ist zur Tibia hin konkav gebogen.

Tarsus: Im Tarsus sind zwei proximale Tarsalia in Form polygonaler Scheiben verknöchert. Die distalen Tarsalia sind von gleicher Form aber kleiner. Ihre Anzahl ist variabel, oder ihre Überlieferung ist sehr lückenhaft.

Metatarsalia: Die Metatarsalia haben dieselbe Form wie die Metacarpalia, sind aber größer als diese. Das Metatarsale I ist kurz und proximal meist stark verbreitert; die übrigen sind an beiden Enden etwa gleich stark. Das Metatarsale V ist geradegestreckt.

Die Phalangen des Fußes unterscheiden sich außer in der Größe nicht von den Phalangen der Vorderextremität. Die Phalangenformel schwankt auch hier je nach Gattung.

Bauchrippen: Alle Nothosaurier besaßen Gastralia, die jeweils aus einem zweiästigen, stumpfwinkeligen Mittelstück und zwei distal zugespitzten Seitenstücken bestehen.

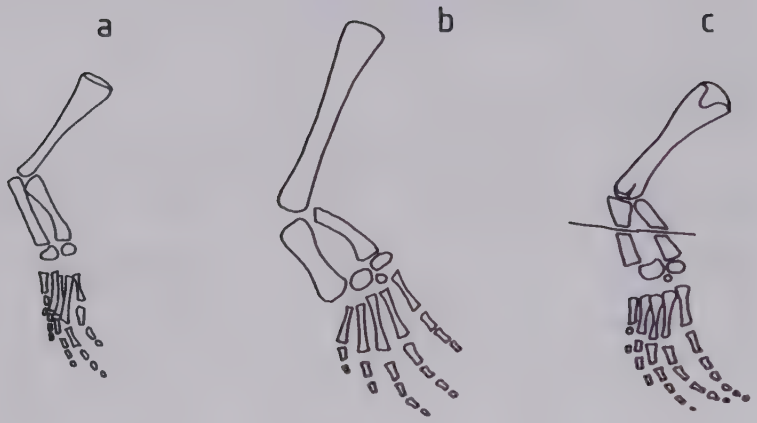


Abb.6: Hinterextremität von a) Neusticosaurus, links, dorsal; b) Lariosaurus, links, dorsal; c) Ceresiosaurus, rechts, ventral.

Fig.6: Hind limbs of a) Neusticosaurus, left, dorsal view; b) Lariosaurus, left, dorsal view; c) Ceresiosaurus, right, ventral view.

4. Spezielle Anatomie, Lokomotion und Ökologie der Nothosaurier

Eine einheitliche, aber zugleich genauere als die im vorigen Kapitel durchgeführte, skelettanatomische Beschreibung aller Nothosaurier ist wegen der Unterschiede zwischen den Gattungen nicht möglich. Deshalb werden im Folgenden die speziellen Merkmale einzelner Gattungen oder einer Gruppe von Gattungen dargestellt. Es werden die Funktion der Bewegungsapparate und mögliche Lokomotionsarten diskutiert. Auch der Schädelbau und das Gebiß werden funktionell gedeutet. Durch die Einbeziehung fazieller Gesichtspunkte und unter Berücksichtigung des mitteltriadischen Faunenspektrums wird die Ökologie der verschiedenen Nothosaurier-Gruppen rekonstruiert.

Die hier vorgenommene Gruppierung der Nothosaurier richtet sich nach funktionsmorphologischen Aspekten und weicht von bestehenden systematischen Gliederungen ab. SAINT-SEINE (1955) unterscheidet die Familien:

Nothosauridae:	Pachypleurosauridae:
Nothosaurus	Pachypleurosaurus
Cymatosaurus	Phygosaurus
Paranothosaurus	Neusticosaurus
Eurysaurus	Anarosaurus
Simosaurus	Dactylosaurus
Ceresiosaurus	
Lariosaurus	

In der vorliegenden Arbeit werden folgende Gruppen unterschieden:

- Gruppe 1: Die Vertreter der Gattung Nothosaurus im Oberen Muschelkalk; Parthanosaurus.
- Gruppe 2: Ceresiosaurus
- Gruppe 3: Die Vertreter der Gattung Nothosaurus im Unteren Muschelkalk; Lariosaurus; Paranothosaurus.
- Gruppe 4: Simosaurus
- Gruppe 5: Pachypleurosaurus; Phygosaurus. Neusticosaurus; Anarosaurus; Dactylosaurus.

4.1. Gruppe 1: Nothosaurus im Oberen Muschelkalk und Parthanosaurus (Ladin)

Im Oberen Muschelkalk von Süddeutschland kommen die Reste der größten bekannten Nothosaurier vor. Der Schädel von Nothosaurus aduncidens v. MEYER (SMNS Nr. 4200) aus Crailsheim mißt vom Hinterhauptscondylus bis zur Schnauzenspitze 71 cm. Dieses Maß läßt auf ein Tier mit einer Gesamtlänge von gut 6 m schließen. Nach den Abbildungen bei SKUPHOS (1893) zu urteilen, gehört auch Parthanosaurus aus den Vorarlberger Partnachschichten (Ladin) zur Gruppe mit hohen thoracalen Dornfortsätzen.

Spezielle Anatomie:

Schädel: Der Schädel ist schmal, bildet eine lange Schnauze und hat ein flaches Schädeldach (Abb. 7). Nasen-, Augen- und Schläfenöffnungen liegen dorsal. Der craniocaudale Durchmesser der Temporalöffnungen erreicht die dreifache Länge des entsprechenden Maßes der Orbitalöffnungen. Die Nares sind etwa halb so lang wie die Orbitae; sie liegen etwa im hinteren Drittel des ersten Schädelviertels. Die Temporalöffnungen erstrecken sich über nahezu die gesamte hintere Schädelhälfte. Die Orbitae liegen ungefähr in der Mitte zwischen Nares und Temporalöffnungen. Alle Schädelöffnungen sind längsoval in anteroposteriorer Richtung. Der Temporalbogen ist eine schmale Spange, gebildet aus Postorbitale und Squamosum. Von dorsal gesehen, ist der Schädel in Höhe der Nasenöffnungen eingeschnürt und die vordere Schnauze schmaler. Nothosaurus hat ein differenziertes Gebiß mit starken Fangzähnen in der vorderen Schnauze und kleinen Zähnen im Maxillare und im hinteren Teil des Dentale. Zwischen den vorderen der kleinen Zähne treten noch einmal ein oder zwei große Zähne auf. Die großen Zähne sind deutlich, die kleinen wenig oder nicht gebogen. Alle Zähne sind gerieft und spitz. Wie die lingual der Zahnreihe liegenden Alveolen beweisen, fand Zahnersatz statt. Den Vorgang des Zahnersatzes bei Nothosaurus beschreibt EDINGER (1921).

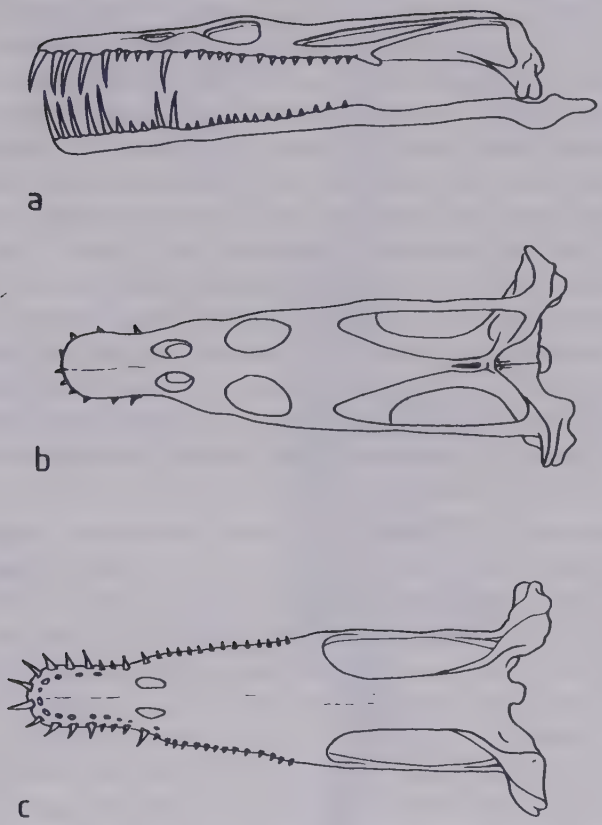


Abb.7: Schädel von Nothosaurus sp.;
a) lateral, b) dorsal, c) ventral

Fig.7: Skull of Nothosaurus sp.;
a) lateral view, b) dorsal view,
c) ventral view.

Wirbelsäule: Nothosaurus aus dem Oberen Muschelkalk und Parthanosaurus haben von allen Nothosauriern die höchsten Dornfortsätze. Diese sind an der Halswirbelsäule niedrig und stark nach hinten geneigt, richten sich caudad allmählich auf, werden höher und erreichen im vorderen Rumpfbereich ihr Maximum (Abb.8, 9). Hier entspricht die Höhe der Dornfortsätze etwa dem dreifachen Durchmesser der Wirbelkörper. Sie nimmt zum Sacralbereich hin kontinuierlich bis auf etwa das Doppelte des Wirbelkörperdurchmessers ab. Die Schwanzwirbelsäule ist nicht im Zusammenhang überliefert. Aus den Schwanzwirbelfunden geht hervor, daß die Dornfortsätze caudad stetig niedriger werden, bis sie am Schwanzhinterende kaum noch über den Neuralbogen herausragen. Die Zygapophysen sind an der Halswirbelsäule am kräftigsten ausgebildet; ihre Gelenkflächen sind dort horizontal. An Rumpf, Sacrum und Schwanz sind die Zygapophysen kleiner und ihre Facetten schräggestellt. An den Schwanzwirbeln weisen die Zygapophysen steil nach oben.

Außer durch Zygapophysen gelenken die Wirbel durch eine Zygosphen-Zygantrum-Verbindung, die am Hals besonders stark ausgeprägt ist. Sie besteht aus einem paarigen Fortsatz an der vorderen Basis des Dornfortsatzes, der in eine Aussparung hinten an der Basis des anterioren Dornfortsatzes ragt. Diese Aussparung ist, entsprechend der paarigen Ausbildung des Zygosphens, durch eine senkrechte Trennwand zweigeteilt und reicht weit dorsalwärts, so daß der Dornfortsatz an seiner posterioren Seite vollständig gespalten ist. In die Spalte greift eine Leiste, die sich vom Zygosphen aufwärts an der Vorderseite des Dornfortsatzes des posterior folgenden Wirbels entwickelt (Abb. 10). Die Leiste am Vorderrand des Dornfortsatzes und die Längsspaltung seines hinteren Randes werden an der hinteren Halswirbelsäule zurückgebildet. An den Rumpfwirbeln besteht nurmehr ein paariger Sporn, der mit einem ebenfalls paarigen Zygantrum gelenkt. (Abb.11). An den Sacral- und Schwanzwirbeln fehlt diese Artikulation.

Rippen: Die Hals- und Rumpfrippen weisen keine Besonderheiten auf. Es waren Schwanzrippen vorhanden, die mit einem

Nothosaurus, Oberer Muschelkalk

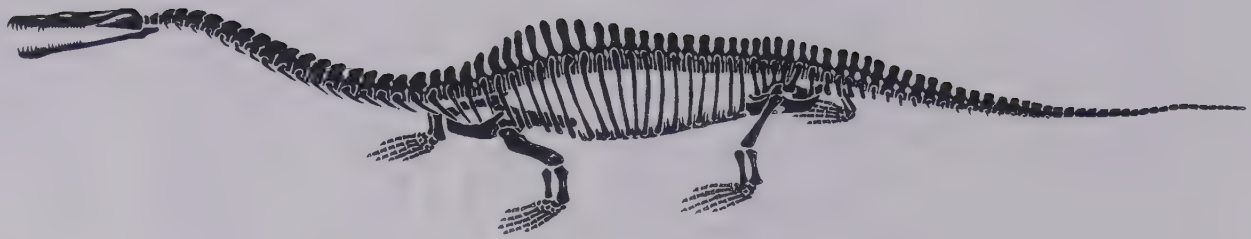


Abb.8: Skelettrekonstruktion von Nothosaurus, Oberer Muschelkalk.

Fig.8: Reconstruction of the skeleton of Nothosaurus, Upper Middle Triassic.

kurzen Querfortsatz artikulierten.

Sacralrippen: Die Sacralrippen von Nothosaurus im Oberen Muschelkalk unterscheiden sich von denen aller anderen Nothosaurier. Ihre Anzahl ist unbekannt, dürfte aber mindestens 3 betragen haben. Sie sind nach ventrolateral gerichtet und mit dem Wirbel verwachsen (Abb.12). Exemplare solcher Sacralrippen befinden sich in der Sammlung des SMF (Nr. R 1064 und R 276) und sind bei v.MEYER (1847-54) auf Tab. 27, Fig. 1, 2 und 5 abgebildet.

Es sei angemerkt, daß diese Sacralwirbel nur isoliert gefunden wurden. Bei der fast vollständigen Wirbelsäule aus dem Oberen Muschelkalk von Bayreuth (v.MEYER 1847-54, Tab. 23) fehlt der Sacralbereich. Es ist also nicht eindeutig nachgewiesen, daß es sich um Wirbel von Nothosaurus handelt. Das allgemeine Erscheinungsbild der Wirbel und ihr gemeinsames Vorkommen mit anderen, ebenfalls isolierten, Nothosaurus-Resten machen die Zugehörigkeit zu dieser Gattung jedoch in hohem Maße wahrscheinlich.

Schultergürtel: Die Coracoide haben einen präglenoidalen Fortsatz und sind weit nach posterior ausgedehnt. Die vordere Endfläche des präglenoidalen Fortsatzes ist leicht konkav und, ebenso wie die Oberfläche der medianen Scapulaseite, rauh. Der hintere Rand der Clavikeln hat keine geradlinige Begrenzung, sondern ist an einigen Stellen zerlappt und ebenfalls rauh (Abb. 13).

Gliedmaßen: Die vordere Gliedmaße ist kräftiger gebaut als die hintere. Der Humerus ist massig und gekrümmt. Er übertrifft das Femur um etwa 25 % von dessen Länge. Das proximale Humerusende weist deutlich Muskelansatzstellen auf, die anterior und posterior am stärksten entwickelt sind (Abb. 14).

Hand und Fuß: Die genaue Phalangenzahl läßt sich mangels vollständiger Skelette nicht ermitteln. Aus der relativen Fundhäufigkeit von Finger- und Zehengliedern kann man schließen, daß keine oder oder nur eine geringe Phalangenvermehrung vorgelegen haben kann.

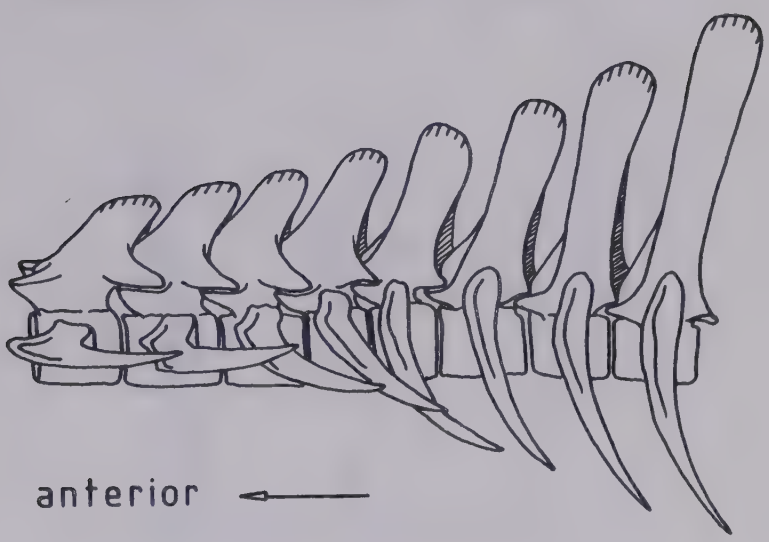


Abb.9: Nothosaurus, Oberer Muschelkalk.
An der Halswirbelsäule nimmt die Höhe der Dornfortsätze caudad zu und ihre Neigung verringert sich.

Fig.9: Nothosaurus, Upper Middle Triassic.
At the cervical vertebral column the height of the neural spines increases posteriorly while their inclination diminishes.

Articulation of the cervical vertebrae

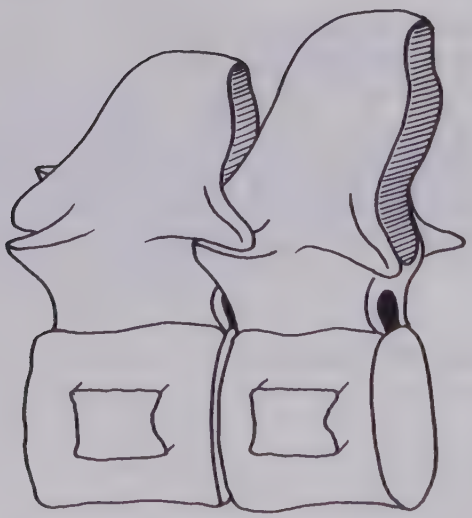


Abb.10: Nothosaurus, Oberer Muschelkalk. An den Halswirbeln gelenken die Dornfortsätze miteinander, indem der Vorderrand des Dornfortsatzes in den am hinteren Rand längsgespaltenen Dornfortsatzes des davorliegenden Wirbels greift (SMF Nr.R 4557).

Fig.10: Nothosaurus, Upper Middle Triassic. At the cervical vertebral column the anterior edge of the neural spine fits in the fissured posterior edge of the neural spine of the anterior vertebra (SMF Nr.R 4557).

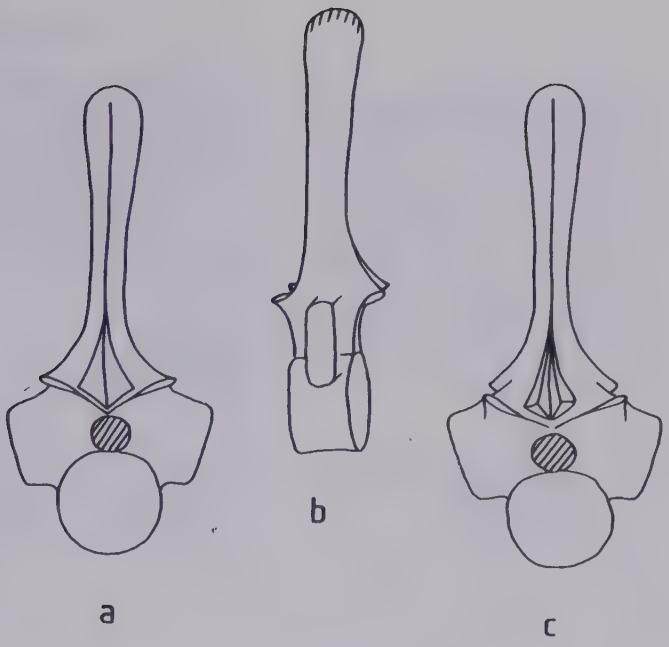


Abb.11: Nothosaurus, Oberer Muschelkalk. Rumpfwirbel schematisch; a) hintere, b) seitliche und c) vordere Ansicht.

Fig.11: Nothosaurus, Upper Middle Triassic Thoracal vertebra, schematic; a) posterior, b) lateral and c) anterior view.

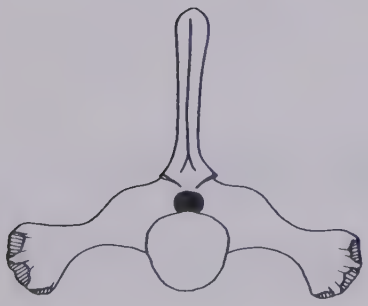
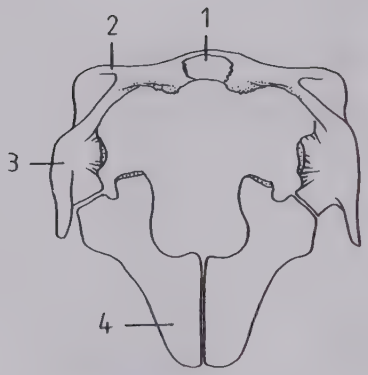


Abb.12: Nothosaurus, Oberer Muschelkalk. Sacralwirbel, hintere Ansicht.

Fig.12: Nothosaurus, Upper Middle Triassic. Sacral vertebra, posterior view.



1 Interclavicula
2 Clavicula
3 Scapula
4 Coracoid

Abb.13:
Nothosaurus, Oberer Muschelkalk. Schultergürtel von dorsal. Die mediane Oberfläche der Scapula, die anteriore Seite des präglenoidalen Coracoidfortsatzes und der hintere Rand der Claviculae sind rauh.

Fig.13:
Nothosaurus, Upper Middle Triassic. Shoulder girdle in dorsal view. The medial surface of the scapula, the anterior end of the praeglenoidal process and the posterior side of the clavicles are sculptured.

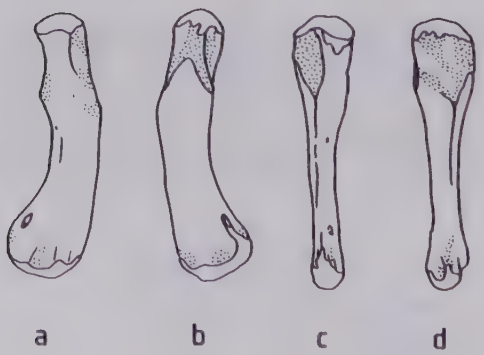


Abb.14: Nothosaurus; rechter Humerus. (punktiert: Muskelansatzstellen; B.M.(N.H.) R 1409).

Fig.14: Nothosaurus; right humerus. (dotted: muscle insertions; B.M.(N.H.) R 1409.

Lokomotion

Die funktionelle Deutung des Schultergürtels: Im allgemeinen gewährleistet bei terrestrischen Reptilien und Säugetieren das Schulterblatt den Zusammenhalt von Vorderextremität und Rumpf, indem der Rumpf in Muskelschlingen (M. serratus) am Schulterblatt aufgehängt ist (Abb. 15). Die Lage des Schultergürtels unter dem Rumpf und die Ausbildung der Scapula lassen vermuten, daß bei Nothosaurus ein biomechanisches Prinzip verwirklicht war, das sich von den Schultergürtelkonstruktionen anderer Tetrapoden unterscheidet.

Da die Scapula von Nothosaurus dorsal gering entwickelt ist und kein eigentliches Blatt besitzt, war es nicht möglich, daß der Rumpf auf die oben beschriebene Weise am Schultergürtel befestigt war. Vielmehr scheint, wie der Querschnitt durch die Schultergürtelregion zeigt (Abb. 16), der Rumpf auf dem Schultergürtel wie in einer flachen Mulde geruht zu haben, während Schultergürtel und Vorderextremität die tragende Konstruktion bildeten (Abb. 15).
Die ungewöhnliche Form der Rippen, die proximal stark gebogen sind und mit ihren distalen Enden nach ventral weisen, und die Leisten im Bereich der Krümmung (Abb.16) sind mit dieser Annahme ebenfalls funktionell erklärt.
Da die Schultergürtelkonstruktion bei allen Nothosauriern dieselbe ist, gilt diese Interpretation für alle Gattungen.

Die terrestrische Lokomotion: Hohe thoracale Dornfortsätze finden sich bei terrestrischen Tetrapoden. Ihr Skelett ist so konstruiert, daß die Extremitätenpaare wie zwei Stützpfeiler den Rumpf tragen. Da der Rumpf aufgrund des eigenen Gewichtes eine Kraft nach ventral erfährt, ist eine Verspannung auf der Dorsalseite notwendig, die ein Durchhängen des Rumpfes verhindert. Dies erfolgt durch eine Zugverspannung zwischen den Dornfortsätzen. KUMMER (1959) hat dieses Bauprinzip am Säugerskelett aufgezeigt.

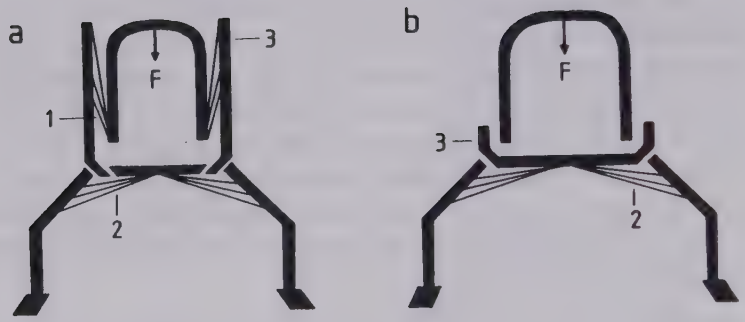


Abb.15: Vergleich der Schultergürtelkonstruktionen der Nothosaurier (b) und Tetrapoden im allgemeinen (a). a) Der Rumpf ist in Muskelschlingen an den Schulterblättern aufgehängt. b) Der Rumpf liegt auf dem Schultergürtel. (1 M.serratus; 2 M.supracoracoideus; 3 Scapula; F Körpergewicht).

Fig.15: Comparison of the shoulder girdle construction in nothosaurs (b) and the general pattern in tetrapods (a). a) The trunk is hanging on the scapular blades by muscles. b) The trunk is resting on the shoulder girdle. (1 m.serratus; 2 m.supracoracoideus; 3 scapula; F body weight).

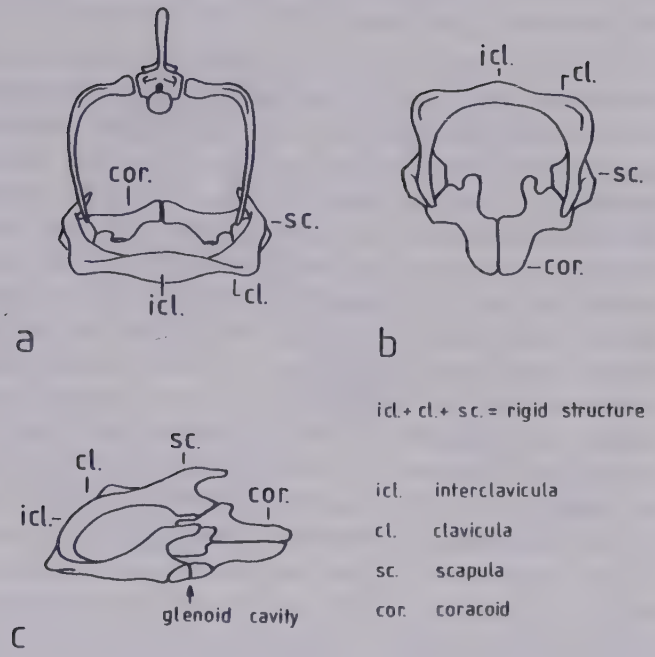


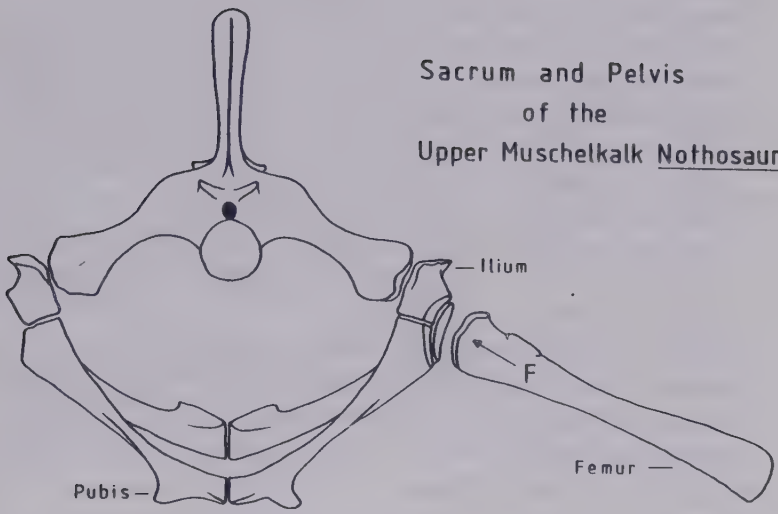
Abb.16: Schematische Zeichnung der Schultergürtelregion von Nothosauriern; a) im Querschnitt, b) dorsal, c) dorsolateral. Interclavicula, Clavicula und Scapula sind starr miteinander verbunden.

Fig.16: Schematic drawing of the nothosaurian shoulder girdle region. a) cross-section of the anterior trunk, b) shoulder girdle, dorsal view, c) shoulder girdle, dorsolateral view.

Die hohen Dornfortsätze am Rumpf von Nothosaurus können auf dieselbe Weise gedeutet werden. Sie sind ein Hinweis auf terrestrische Fortbewegung bei diesem Reptil.

Das Höhenmaximum der Dornfortsätze am vorderen Rumpf ist anhand desselben statischen Modells des Tetrapodenskeletts zu erklären: Der lange Hals von Nothosaurus ragt wie ein Kragarm über die Vorderextremität als Stütze hinaus. Dem Gewicht von Hals und Kopf muß entgegengewirkt werden. Bei Säugern kann die Halswirbelsäule als Bogen-Sehne-Konstruktion betrachtet werden, bei der der Bogen nach ventral konvex ist und die Verspannung auf der dorsalen Seite wirkt. Die Halswirbelsäule ragt über die Stütze der Vorderbeine hinaus; dem Gewicht des Kopfes arbeitet die Zugverspannung aus Nackenband und Muskulatur entgegen (KUMMER 1959, STARCK 1982). Das Ligamentum nuchae verbindet die niedrigen Dornfortsätze der Halswirbel mit den besonders hohen des vorderen Rumpfes. Die Funktion der Höhe dieser Dornfortsätze bei Nothosaurus (Oberer Muschelkalk) kann im Vergleich mit dieser Säugerkonstruktion gedeutet werden. Ob ein solch starkes Ligamentum nuchae wie bei manchen Säugetieren vorhanden war, ist nicht nachzuweisen, daß aber die Halswirbelsäule von Nothosaurus auf ähnliche Weise wie die der Säuger verspannt war, ist naheliegend. Der Vergleich der Halswirbelsäule mit einem Kragarm zeigt den Vorteil der hohen Dornfortsätze am Rumpf: Die Zugverspannung, die Hals und Kopf hält, kann wirksamer von einem höher gelegenen Punkt aus angreifen.

Als zusätzliche stabilisierende Struktur des Nothosaurus-Halses können durch Vergleich mit der Anatomie des Vogelhalses, an den vergleichbare konstruktive Anforderungen gestellt sind, die Halsrippen gedeutet werden. Die Halsmuskulatur von Vögeln besteht aus Strängen, die an den ventralen Seiten der Wirbelkörper ihren Ursprung haben und an den Spinalfortsätzen inserieren (GRASSE 1950). Analog dazu könnten bei Nothosaurus von den Halsrippen zu den Dornfortsätzen Muskeln verlaufen sein, womit sowohl Stabilität als auch Beweglichkeit gewährleistet gewesen wäre.



The orientation of the sacral rib corresponds to the direction of the force F produced by the femur and acting on the acetabulum.

Abb.17: Nothosaurus, Oberer Muschelkalk; Sacrum und Becken in Vorderansicht. Nothosaurus (mo) war zum Landgang fähig, weil die nach ventrolateral gerichteten Sacralrippen die Kraft, die das Femur am Acetabulum erzeugte, auffangen konnte.

Fig.17: Nothosaurus (Upper Middle Triassic); sacrum and pelvis, anterior view. The ventrolaterally oriented sacral ribs could counteract the force applied to the acetabulum by the femur. Therefore Nothosaurus could walk on land with the trunk lifted off the ground.

Wie kann das zweite spezielle Merkmal von Nothosaurus, die ventrolaterad weisenden, mit dem Wirbel verwachsenen Sacralrippen, funktionell erklärt werden?
Eine mögliche Antwort liefert ein Denkmodell, das die mechanischen Beanspruchungen am Beckengürtel und Kreuzbein bei der schreitenden Fortbewegung auf festem Untergrund aufzeigt: Dadurch, daß der Körper vom Boden abgestützt wird, wirkt eine Kraft nach oben auf die Extremität. Das Femur überträgt eine Komponente dieser Kraft auf das Acetabulum. Auf das Acetabulum wirkt also eine Kraft aus der Richtung, die der Orientierung des Femur entspricht (Abb.17). Natürlich kann der Körper nur gestützt und vorwärtsgeschoben werden, wenn dieser Kraft entgegengewirkt wird. Dies geschieht im allgemeinen durch das Ilium, das mit seiner dorsalen Iliarplatte über die Sacralrippen mit dem Achsenskelett verbunden ist und an dem seinerseits das Gewicht des Rumpfes angreift.

Das im Dorsalteil reduzierte Ilium der Nothosaurier konnte diese Funktion nicht erfüllen. Das Sacrum von Nothosaurus im Oberen Muschelkalk kann aber als eine Konstruktion gedeutet werden, die eine Unterstützung des Rumpfes trotz dieses Iliums möglich machte. Denn es konnte der vom Femur übertragenen Kraft entgegenwirken, da deren Richtung der Orientierung der Sacralrippen entsprach (Abb. 17).
Auf diese Weise war Nothosaurus aus dem Oberen Muschelkalk in der Lage, sich schreitend auf dem Festland fortzubewegen und dabei den Rumpf vom Boden abzuheben. Seine terrestrische Fortbewegungsweise kann daher "Kriechschreiten" (KÄLIN & KNÜSEL 1944) genannt werden (Abb.18).

In diesem Zusammenhang ist interessant, daß Metriorhynchus und Teleosaurus, marine jurassische Krokodile, über denselben Bau der Sacralwirbel und ähnliche, dorsal reduzierte Ilia verfügen (FREY 1985, mdl. Mitt.). Schon FRAAS (1902) wies darauf hin, daß die Sacralwirbel von Dacosaurus aus dem oberen Weißen Jura von denen der meisten Krokodile in-

sofern abweichen, als die Querfortsätze außergewöhnlich kräftig entwickelt sind, ihr Ansatz den gesamten Neuralbogen und Wirbelkörper umfaßt und sie bogenförmig nach unten gerichtet sind. FRAAS beschreibt außerdem von Geosaurus aus dem Nusplinger Plattenkalk (Kimmeridge) vergleichbare Sacralwirbel. Es scheint hier eine Konvergenz zwischen Nothosaurus (mo) und den genannten Gattungen mariner Krokodile vorzuliegen. Beide Gruppen erwarben offenbar, nachdem im Zusammenhang mit aquatischer Anpassung die dorsalen Beckenelemente reduziert worden waren, mit derselben Konstruktion der Sacralwirbel wieder die Fähigkeit zum Landgang. Unter diesem Aspekt ist Nothosaurus (mo) als "sekundär terrestrisch" zu bezeichnen.

Die aquatische Lokomotion: Zu den Merkmalen aquatischer Anpassung bei Nothosaurus (mo) gehören neben den gering entwickelten dorsalen Elementen von Schulter- und Beckengürtel die größflächige Ausbildung der ventralen Gürtelteile und die Abflachung der Knochen von Unterarm und Unterschenkel sowie von Carpus und Tarsus.

Die Coracoide sind als große Knochenplatten ausgebildet, deren posteriore Enden weit hinter das Glenoid zurückreichen. Sie bilden große Muskelansatzflächen und lassen auf einen großen Querschnitt der retraktorischen Muskulatur des Humerus schließen. Das bedeutet, das die Vorderextremität einen kraftvollen Rückschlag ausführen konnte. Die flächige Erweiterung am seitlichen Vorderrand der Clavikeln dürfte ebenfalls zum Muskelansatz, wahrscheinlich für Protraktoren des Humerus, gedient haben. Damit bot der Schultergürtel grundsätzlich die notwendigen Voraussetzungen zum Ruderschwimmen also für die Ausführung horizontaler Bewegungen der Vorderextremitäten (Abb.20).

Die Lage der deutlichsten Muskelansatzstellen anterior und posterior am proximalen Humeruskopf weist ebenso darauf hin.

Auch die Orientierung des Glenoids spricht dafür, daß der Arm in waagrechter Ebene geführt wurde. Paddelnde Fortbewegung ist deshalb unwahrscheinlich.

Alle hier genannten Faktoren entsprechen den von ROBINSON (1975) beobachteten Konstruktionsmerkmalen rudernder Tiere, wie Rückverlegung der Hauptmuskelmassen hinter das Glenoid, Vergrößerung des Muskelquerschnittes und Auffächerung der Muskulatur.

Im Beckengürtel sind Pubis und Ischium große Knochenplatten. Im Bezug auf das Acetabulum reicht das anteriore Ende des Pubis weit nach cranial, das posteriore Ende des Ischium weit nach caudal. Die Muskeln anterior und posterior des Acetabulum konnten daher breit ausfächern, d.h. die Adduktoren funktionierten als Pro- und Retraktoren. Nicht mehr die adduktorische Bewegung der Hinterextremität, sondern deren Vor- und Rückbewegung wird dadurch gefördert.

Das Acetabulum (Abb.4) weist nach lateral und scheint die Bewegung des Femur wenig limitiert zu haben.

Die Untersuchung des Beckengürtels unter funktionellen Gesichtpunkten bestätigt also die Annahme, daß Nothosaurus (mo) rudernd schwamm.

Auch das Extremitäten-Skelett von Nothosaurus (mo) zeigt Merkmale, die nach ROBINSON (1975) für rudernde Tiere typisch sind. Gliedmaßen, die zum Rudern benutzt werden, sind nach ROBINSON flach und distal verbreitert. Die abgeflachten Unterarm- und Unterschenkelknochen und die Elemente von Tarsus und Carpus, die polygonale Scheiben sind und in einer Ebene liegen, erfüllen diese Bedingung. Unter der Annahme, daß Schwimmhäute vorhanden waren, ist es plausibel, daß durch Spreizung der Finger und Zehen eine rudertechnisch günstige Form für den Rückschlag geschaffen werden konnte (Abb.19). Eine weitere Optimierungsmethode für die rudernde Schwimmweise ist nach ROBINSON die Verkürzung des Segmentes distal vom Muskelansatz. In der Morphologie des Nothosaurus-Skelettes ist dieses Prinzip durch die Verkürzung von Radius und Ulna bzw. Tibia und Fibula verwirklicht.

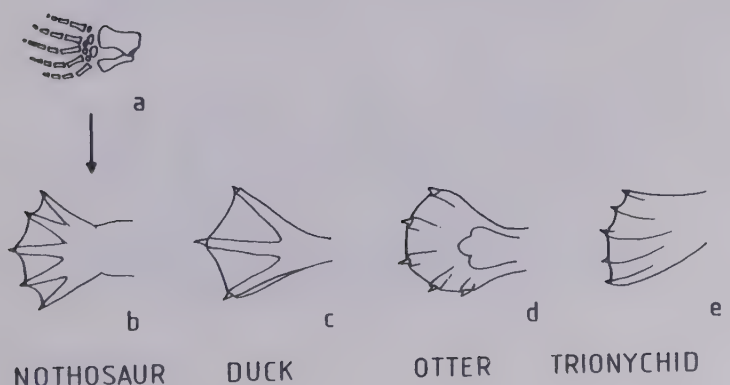
Der Schwanz dürfte beim Rudern neben den Gliedmaßen als Antriebsorganen zum Steuern und Balancieren eingesetzt wor-

Abb.18: Nothosaurus (Oberer Muschelkalk) war zum Landgang fähig; der Rumpf wurde dabei vom Boden abgehoben. (Zeichnung: K.Schmidt).

Fig.18: Nothosaurus (Upper Muschelkalk) could walk on land with the trunk lifted off the ground.

Abb.19: a) Skelett der linken Hand eines Nothosauriers. b) Rekonstruktion der Vorderextremität als Ruderorgan im Vergleich mit den Extremitäten paraxial schwimmender Tiere; c) Ente, d) Otter, e) Weichschildkröte; (c, d, und e nach ROBINSON (1975)).

Fig.19: a) Skeleton of the left forehand of a nothosaur. b) Reconstruction of the fore limb as an oar in comparison with the extremities of paraxial swimmers; c) duck, d) otter, e) trionychid; (c, d and e after ROBINSON (1975)).



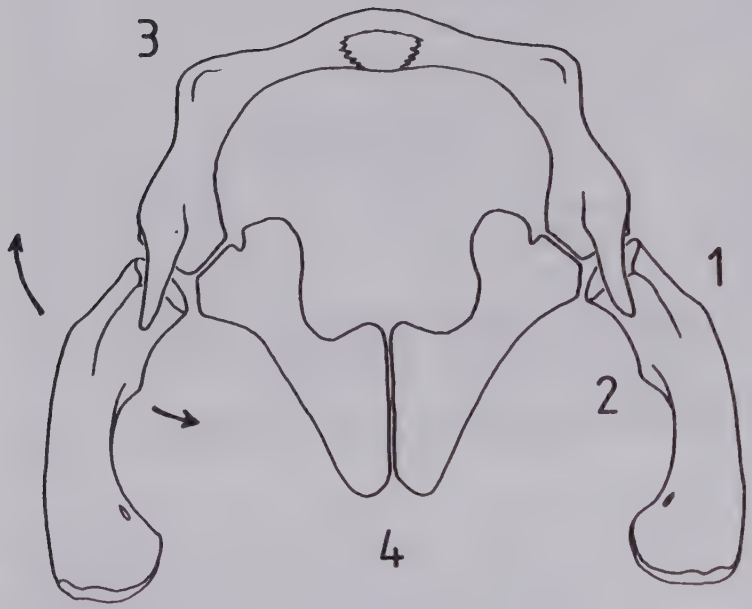


Abb.20: Nothosaurus, Oberer Muschelkalk. Dorsale Ansicht von Schultergürtel und Humerus in Rückschlagstellung. Muskelansatzstellen anterior und posterior am proximalen Humeruskopf (1, 2), vordere Erweiterung der Clavikeln (3) und die Ausdehnung der Coracoide weit hinter das Glenoid (4) sprechen für Rudern.

Fig.20: Nothosaurus, Upper Muschelkalk. Dorsal view of shoulder girdle and humerus in backstroke position. Crests for muscle insertion at the anterior and posterior side of the proximal part of the humerus (1,2), the anterior process of the clavicula (3) and the wide posterior range of the coracoid plates (4) indicate rowing locomotion.

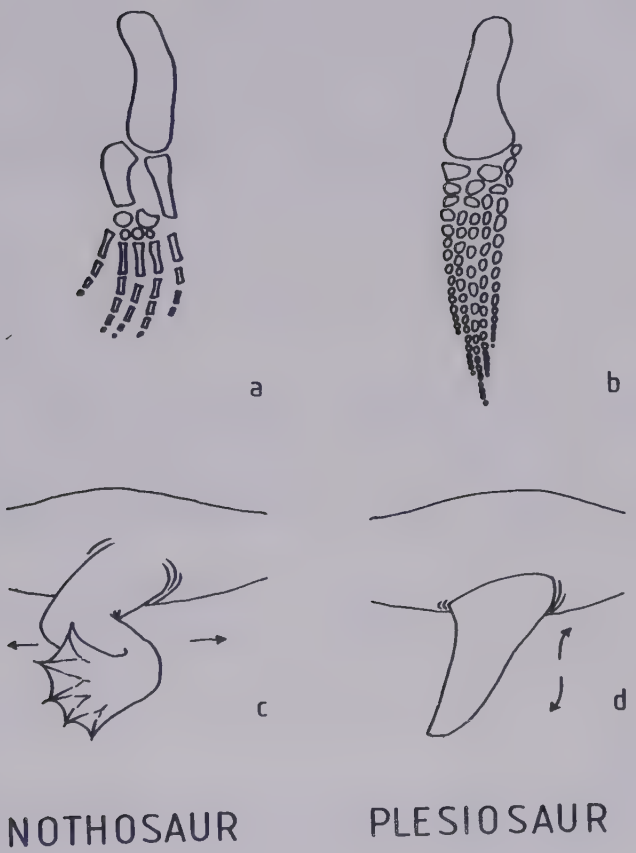


Abb.21: Skelett der Vorderextremität eines a) Nothosauriers, b) Plesiosauriers (b nach ROMER 1956) und deren Funktionsweise als c) Ruder und d) Tragfläche.

Fig.21: Fore limb skeleton of a a) nothosaur, b) plesiosaur (b after ROMER (1956) and the different functions as c) oar and d) hydrofoil.

den sein. Ein Nichtgebrauch des langen Schwanzes beim Schwimmen erscheint unwahrscheinlich.

Die Gliedmaßen von Nothosaurus und den anderen Nothosauriern als Tragflächen zu deuten und als Fortbewegungsweise "Unterwasserflug" abzuleiten, bereitet Schwierigkeiten, da weder stromlinienförmiger Querschnitt, noch distale Verjüngung der Flossen, beides Voraussetzungen eines funktionellen Flügels, zu erkennen ist (Abb. 21).

Schlängelschwimmen scheidet für Nothosaurus im Oberen Muschelkalk wegen der fehlenden Flexibilität des langen Halses aus. Das Ineinandergreifen und die dichte Aufeinanderfolge der Dornfortsätze begrenzen die seitliche Biegefähigkeit der vorderen Halswirbelsäule und die Rotation der Wirbel gegeneinander, während Bewegungen in vertikaler Richtung möglich sind. Auch scheint mir für ein Tier mit einem solch langen Hals und plumpen Körper axiale Schwimmweise schwer vorstellbar.

Eine weitere Lokomotionsart von Nothosaurus mag das Gehen auf dem Grunde von Gewässern gewesen sein. Gerade weil dabei der Auftrieb die Last des Körpergewichtes verringert, kommt diese Fortbewegungsweise in Frage.

Ökologie

Die Annahme, daß Nothosaurus (mo) rudernd schwamm, zwingt zu bestimmten Folgerungen bezüglich der Ökologie: Da paraxiales Schwimmen bei größeren Wirbeltieren auf Dauer keine hohen Geschwindigkeiten erzeugen kann (s. Kap.2), war Nothosaurus (mo) kein schneller Schwimmer. Hetzjagd scheidet daher als Art des Beuteerwerbs aus. Es ist aber vorstellbar, daß er seine Beute als Lauerräuber aus dem Hinterhalt schlug (Abb. 23,24). Die dazu notwendige, kurze, schnelle Beschleunigung ist mit wenigen, kräftigen Ruderschlägen zu erreichen. Der lange Hals konnte dabei zum Vorschnellen benutzt werden. Der schmale und sehr flache Kopf scheint für eine solche Bewegung geeignet.

Das Gebiß zeichnet Nothosaurus als Räuber aus. Mit seiner Differenzierung in vordere starke und hintere kleine Zähne ist es als Fanggebiß zu interpretieren. Im vorderen Dentale und im Praemaxillare sitzen große, gebogene, stark geriefte, spitze Zähne (Abb.8). Hinter der Unterkiefersymphyse folgen kleinere Zähne von ähnlicher Gestalt, zwischen deren vorderen häufig noch einmal ein oder zwei große Zähne erscheinen. SANZ (1980) sieht Ähnlichkeiten mit diesem Gebißtyp bei ichthyophagen Krokodilen wie Gavialis gangeticus oder Tomistoma schlegeli, aber auch, aufgrund der kräftigen Zähne in "caniner" Position, bei mehr carnivoren Krokodilen wie Alligator und Kaiman.

Als Nahrungsgrundlage standen Fische zur Verfügung, von denen im Oberen Muschelkalk u.a. Hybodontidae, Dipnoi, Ganoidei, Palaeoniscidae und Sphaerodontidae vorkamen, ferner Amphibien, z.B. Plagiosternum, und Reptilien. Mixosaurier, Placodontier und Tanystropheus dürften wegen ihrer Größe als mögliche Beute ausscheiden, dagegen kommen kleinere Nothosauriergattungen sehr wohl als Nahrung in Frage. Es kamen nämlich zusammen mit Nothosaurus auch Pachypleurosaurier und Formen, die ansonsten typisch für den Unteren Muschelkalk sind, im Meer des Oberen Muschelkalkes vor. Andererseits scheint der hier behandelte Obermuschelkalk-Nothosaurus vereinzelt auch im Unteren Muschelkalk vertreten zu sein (Wirbel im NMBPM Nr. MB.I.050.15) und ist noch im Unteren Keuper, einer Fundschicht der kleinwüchsigen Nothosaurier-Gattung Neusticosaurus, verbreitet, wie Funde aus dem Lettenkeuper von Hoheneck beweisen.

Die schreitende Fortbewegung von Nothosaurus (mo) dürfte auf dem Festland recht schwerfällig gewesen sein, während beim Gehen auf dem Gewässergrund ("bottom walk") eine gewisse Behendigkeit dieses Reptils vorstellbar ist. Das Bild eines aquatischen Reptils, das im Wasser ein schnellschwimmender Räuber und auf dem Lande nur zu kriechen in der Lage war, gilt für Nothosaurus aus dem Oberen Muschelkalk nicht. Er lebte wahrscheinlich landbezogener als die meisten anderen Nothosaurier.

Ob Nothosaurus und die übrigen Nothosaurier-Gattungen vivipar waren, ist nicht bekannt. Trotz der Fülle von Fossilmate-

Abb.23,24: Nothosaurus (Oberer Muschelkalk) konnte durch Verfolgungsjagd keine schnelle Beute schlagen. Möglicher Beuteerwerb durch plötzliches Vorschnellen des langen Halses oder kurze Beschleunigung durch wenige, kräftige Ruderschläge (Zeichnung: K.SCHMIDT).

Fig.23,24: Nothosaurus (Upper Muschelkalk) was not able to catch fishes by hunting them down but by sudden grasping or short acceleration by few rowing strokes.

rial, die aus der Alpinen Trias geborgen werden konnte, sind bisher keine Exemplare mit Embryonen, wie sie von Ichthyosauriern überliefert sind, gefunden worden. Es ist deshalb anzunehmen, daß Nothosaurier nicht vivipar und somit zur Eiablage auf Festland angewiesen waren und daß besonders die Jungtiere sich zum Schutz vor Feinden aus dem Wasser auf das Land, möglicherweise in strandnahe Höhlen, wie HALSTEAD (1967) vermutet, zurückzogen.

Abb.22: Nothosaurus und Neusticosaurier, Lettenkeuper. (Zeichnung: K.SCHMIDT).

Fig.22: Nothosaurus and neusticosaurs, Lowermost Upper Triassic.

4.2. Gruppe 2: Ceresiosaurus (Ladin)

Von Ceresiosaurus (Ladin) liegen mehrere, nahezu oder ganz vollständige, Skelette im Paläontologischen Institut Zürich (T 2462; A III 214; T 246o; A III 213) vor. Das größte der Skelette mißt etwa 2,3 m von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende.

Spezielle Anatomie

Schädel: Der Schädelbau ist dem von Nothosaurus (mo) ähnlich. Der Schädel ist schmal, das Schädeldach flach, die Schädelöffnungen liegen dorsal. Der Schädel ist im Vergleich zu Nothosaurus in Höhe der Orbitae weniger eingeschnürt und die vordere Schnauze ist schmaler und nach vorne spitz zulaufend. Die Länge der Temporalöffnungen beträgt wie bei Nothosaurus fast die halbe Schädellänge. Die Nares markieren mit ihrem posterioren Rand etwa das Ende des ersten Schädeldrittels. Die runden Orbitae liegen in der Mitte zwischen Nares und Temporalöffnungen. Die Orbitae messen im Durchmesser etwa die Hälfte der Länge der Temporalöffnungen. Die ovalen Nares sind etwa halb so lang wie der Orbita-Durchmesser. Die genaue Begrenzung der meisten Schädelelemente ist wegen der schlechten Erhaltung der Ceresiosaurus-Schädel schwer zu ermitteln (PEYER 1931).

Die Bezahnung gleicht ebenfalls der von Nothosaurus. Im Praemaxillare und im vorderen Unterkiefer standen fünf bis sechs kräftige, gebogene und geriefte Zähne. Sie ragten nach schräg nach außen, da auch die Alveolen schräg lagen (PEYER 1931). Im Oberkiefer, etwa am Beginn des zweiten Schädeldrittels, und in entsprechender Position im Unterkiefer treten ebenfalls große Zähne auf. Die übrigen Kieferränder sind von kleinen Kegelzähnen besetzt.

Wirbelsäule: Die Zahl der Halswirbel beträgt wahrscheinlich 25 (PEYER 1931). Ceresiosaurus hat von allen Nothosauriern die relativ längste Halswirbelsäule. Die Längen von Hals plus Schädel, Rumpfwirbelsäule und Schwanz verhalten sich bei

Ceresiosaurus etwa wie 8 : 7 : 8. Die Zahl der Thoracal- und Lumbalwirbel beträgt 25, die der Sacralwirbel 4 oder 5 und die der Schwanzwirbel wenig über 70. Vom ersten Halswirbel an nimmt die Höhe der Dornfortsätze stetig zu. Damit geht eine Verkürzung der Dornfortsätze in craniodaudaler Richtung und ein immer sanfteres Ansteigen der Dornfortsätze aus dem Neuralbogen heraus parallel. Am Rumpf setzen die Dornfortätze den Höhenanstieg fort und vermindern ihre Neigung nach hinten. Beim 36. Wirbel ist deren größte Höhe und senkrechte Stellung erreicht (PEYER 1931). Die Höhe der Dornfortsätze beträgt hier, gemessen am Wirbelkörper-Durchmesser, etwa das Doppelte davon. Bis zur Schwanzbasis nimmt die Höhe der Dornfortsätze ab, um nach einem weiteren Anstieg am 13./14. Caudalwirbel ein zweites Maximum zu erreichen. Auch hier sind die Dornfortsätze etwa doppelt so hoch wie die Wirbelkörper. Ab dem 15. Schwanzwirbel nimmt die Höhe der Dornfortsätze beständig ab.

Rippen: Das Sacrum von Ceresiosaurus besteht aus 4 bis 5 konvergierenden (dorsale Ansicht), dicht aneinander liegenden, kräftigen, aber kurzen Sacralrippen, die nicht mit dem Neuralbogen verwachsen sind (Abb. 25,26).

Schultergürtel: Das auffälligste Merkmal von Ceresiosaurus ist der ungewöhnlich kräftige Schultergürtel (Abb.27). Das posteriore Ende der Coracoidplatten reicht noch weiter als bei Nothosaurus (mo) hinter das Glenoid. Die Coracoide sind median vom Glenoid tief eingeschnitten und bilden einen praeglenoidalen Fortsatz. Die Clavikeln sind breite Knochenspangen und bilden caudal einen stumpfen Winkel miteinander.

Gliedmaßen: Entsprechend dem kräftigen Schultergürtel sind die Vorderextremitäten ausgebildet. Ihre Stärke ist im Vergleich zu den hinteren Gliedmaßen enorm (Abb.27). Die Länge des Humerus beträgt etwa 150 % der Femur-Länge; der Humerus-Durchmesser in der Mitte des Knochens entspricht etwa dem dreifachen Durchmesser des Femur in dessen Mitte. Die Gestalt des Humerus ist ähnlich wie bei Nothosaurus im Oberen Muschelkalk.

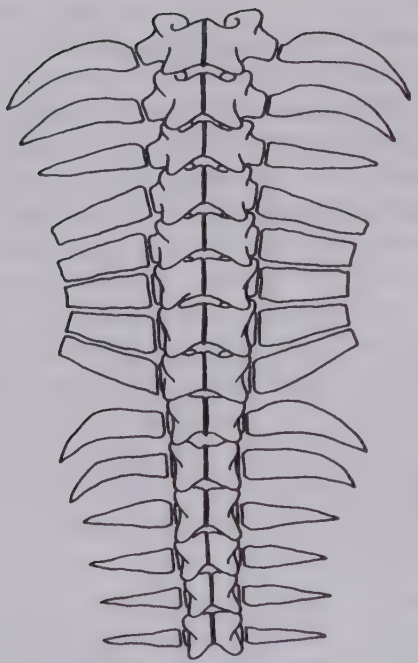


Abb.25: Dorsale Ansicht der Lenden-, Sacral und vorderen Schwanzregion von Ceresiosaurus (Ladin).
Fig.25: Dorsal view of the lumbal, sacral and anterior caudal region of Ceresiosaurus (Ladinian).

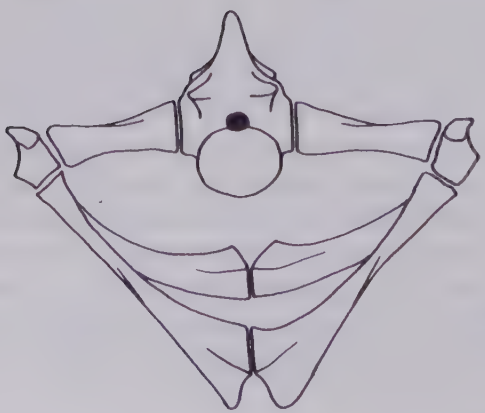


Abb.26: Becken und Sacrum von Ceresiosaurus, anterior.

Fig.26: Pelvis and sacrum of Ceresiosaurus, anterior view.

Abb.27: Der Umriß des Skelettes von Ceresiosaurus zeigt den außergewöhnlich kräftigen Schultergürtel und Oberarmknochen, die Phalangenvermehrung an Hand und Fuß und die erhöhten Dornfortsätze an der Schwanzwirbelsäule.

Fig.27: The outline of the skeleton of Ceresiosaurus shows the strikingly enlarged shoulder girdle and fore limb, the increased phalangeal count of both manus and pes and the height of the caudal neural spines.

Hand und Fuß: Die Phalangenformel am Fuß gibt KUHN-SCHNYDER (1974) mit 2, 3, 5, 6, 6 an, die der Hand beträgt mindestens 3, 5, 4, 5, 3; die Phalangen sind also an beiden Extremitätenpaaren vermehrt.

Lokomotion:

Das Skelett von Ceresiosaurus zeigt in noch stärkerem Maße als das von Nothosaurus (mo) Anpassung an rudernde Schwimmweise. Durch die Verlagerung des anterioren Randes des Schultergürtels nach cranial in Bezug auf das Glenoid und die Rückverlegung des posterioren Endes der Coracoide konnte die Oberarmmuskulatur noch breiter als bei Nothosaurus (mo) auffächern. Dies weist auf deren Bedeutung als pro- und retraktorische Muskulatur und damit auf rudernde Fortbewegung hin. Das Becken von Ceresiosaurus ist wie das von Nothosaurus (mo) gebaut; es gilt dieselbe funktionelle Deutung.
Die Phalangenvermehrung spricht für einen Gebrauch der Extremitäten als Schwimmorgane. Die unterschiedliche Größe von Vorder- und Hinterextremität läßt vermuten, daß die vordere das Hauptantriebsorgan war.

Die erhöhten Dornfortsätze im vorderen Schwanzdrittel veranlaßten HALSTEAD (1975) und HALSTEAD & HALSTEAD (1984), Nothosaurier mit einer dorsalen Schwanzflosse zu rekonstruieren. Ob tatsächlich eine solche Flosse vorhanden war, kann nicht nachgewiesen werden; die erhöhten Spinalfortsätze lassen aber zumindest auf vergrößerten Querschnitt der epaxonischen Muskulatur und damit auf einen Gebrauch des Schwanzes beim Schwimmen schließen.

Eine terrestrische Fortbewegung, wie sie für Nothosaurus (mo) rekonstruiert wurde, ist für Ceresiosaurus nicht anzunehmen. Spezialisierungen im Kreuzbein fehlen. Ceresiosaurus konnte auf dem Festland seinen Rumpf wahrscheinlich nicht vom Boden heben; seine Fortbewegung dürfte dort unbeholfen, etwa vergleichbar der von Seehunden (Phocidae), gewesen sein.

Ökologie

Der Biotop, in dem Ceresiosaurus lebte, waren die küstennahen, riffreichen Gewässer der Tethys zur Zeit des Ladin.

Als Nahrung für Ceresiosaurus kommen Fische und Reptilien in Frage. Ein Koprolith in unmittelbarer Nähe eines Ceresiosaurus-Skelettes enthält Pachypleurosaurier-Reste. Einen Überblick über die mit Ceresiosaurus vergesellschaftete Vertebratenfauna der Mittleren Trias des Tessins gibt KUHN-SCHNYDER (1974).

Die rudernde Schwimmweise bedeutet auch für Ceresiosaurus, daß er kein schneller Schwimmer gewesen sein kann. Er konnte schwimmend keine schnelle Beute jagen.

Die Interpretation der kräftigen Vorderextremität und des Schultergürtels ist schwierig, da direkt vergleichbare Konstruktionen unter rezenten Tieren offenbar nicht existieren. Eine Deutungsmöglichkeit wäre, daß Ceresiosaurus entweder als Lauerräuber beim Vorschnellen des Halses oder beim Ergreifen größerer Beute sich selbst am Untergrund festhalten mußte (Abb. 28). Der Vergleich mit Waranen, die aufgrund ihres langen Halses und der starken Vorderextremität am ehesten mit Ceresiosaurus vergleichbar sind, zeigt eine weitere mögliche Deutung: Warane halten beim Fressen mit ihren Vorderextremitäten die geschlagene Beute am Boden, biegen ihren Hals und reißen so von oben Stücke von der Beute ab. Ein ähnliches Freßverhalten wäre für Ceresiosaurus denkbar. Vielleicht gebrauchte Ceresiosaurus die starken Vorderextremitäten zum Klettern an Riffen oder steilen Felswänden unter Wasser, die er nach Nahrung durchsuchte (Abb. 29).
Da besonders ein Exemplar der Züricher Sammlung (Nachguß im GPIT) durch kräftigen Schultergürtel und Oberarm auffällt, während dieses Merkmal bei den übrigen Ceresiosaurus-Funden weniger extrem entwickelt ist, sei schließlich noch auf die Möglichkeit verwiesen, daß es sich um das Skelett eines männlichen Tieres und somit ein geschlechtsspezifisches Kennzeichen handelt. Ein ähnlicher Sexualdimorphismus, zumindest

während der Paarungszeit, ist von Amphibien bekannt. Bei Anuren entwickeln die Männchen zu dieser Zeit eine verstärkte Oberarmmuskulatur, um sich besser am Weibchen festhalten zu können, was auch eine Veränderung des Knochens selbst mit sich bringen dürfte.

Abb.28: Ceresiosaurus (Ladin); Beutefang als Lauerräuber (Zeichnung:K.SCHMIDT).
Fig.28: Ceresiosaurus (Ladinian); catching prey.

Abb.29: Ceresiosaurus (Ladin) rudernd; Neusticosaurus gehörte wahrscheinlich zur Beute von Ceresiosaurus.

Fig.29: Ceresiosaurus (Ladinian) rowing; Neusticosaurus probably was a prey for Ceresiosaurus.

Abb.30: Ceresiosaurus (Ladin); mögliche Deutung der sehr kräftigen Vorderextremitäten: Ceresiosaurus kletterte bei der Nahrungssuche an Riffen oder steilen Felswänden unter Wasser (Zeichnung:K.SCHMIDT).

Fig.30: Ceresiosaurus (Ladinian); possible interpretation of the very strong fore limbs: searching for food Ceresiosaurus climbed on reefs and under water walls of rock.

4.3. Gruppe 3: Nothosaurus im Unteren Muschelkalk, Lariosaurus (Ladin-Karn) und Paranothosaurus (Anis / Ladin)

Im Unteren Muschelkalk kommen Nothosaurier von etwa 1 m Körpergröße vor. Lariosaurus aus der Alpinen Trias war ungefähr genauso groß. Das Paranothosaurus-Skelett ist ca. 4 m lang.

Grundlage der Untersuchungen war folgendes Fossilmaterial: Vollständiges Skelett von Paranothosaurus amsleri PEYER (Schaumuseum PIUZ); vollständiges Skelett von Lariosaurus balsami CURIONI, juvenil (SMF Nr. R 13); Schädel und Rumpf eines Nothosaurus aus dem Unteren Muschelkalk (Schaumuseum SMF); Schädel und nahezu vollständiges Skelett von Nothosaurus raabi SCHRÖDER, orbicularis-Schichten (mu_2)(NMBPM Nr. MB. I. 007. 18); Rumpffragment eines Nothosauriers aus dem Unteren Muschelkalk von Oberdorla (Thüringen)(NMBPM Nr.MB. I. 033. 20) sowie weitere Funde isolierter Knochen.

Spezielle Anatomie

Schädel: Nach KUHN-SCHNYDER (1966) stimmt der Schädel von Paranothosaurus mit demjenigen von Nothosaurus mirabilis MÜNSTER (mo) überein. Am Lariosaurus-Schädel beobachtete PEYER (1933) fast nur Gemeinsamkeiten mit Nothosaurus-Schädeln, etwa die Form des Squamosums, die Ausbildung des Praemaxillare und der Nasalia. Als einzigen bedeutenderen Unterschied nennt PEYER die Lage des Kiefergelenkes in Bezug auf das Foramen magnum. Nach PEYER liegt es bei Lariosaurus nur wenig hinter oder in derselben Transversalebene wie das Foramen magnum, bei Nothosaurus aber beträchtlich weiter hinten. Dieses Merkmal variiert aber auch innerhalb der Gattung Nothosaurus. SCHRÖDER (1914) stellt vergleichende Untersuchungen an den Spezies Nothosaurus raabi, Nothosaurus procerus, Nothosaurus marchicus, Nothosaurus oldenburgi und Nothosaurus crassus aus Unterem Muschelkalk an und stellt sie aufgrund des Baues der Nasalia mit Nothosaurus mirabilis, Nothosaurus

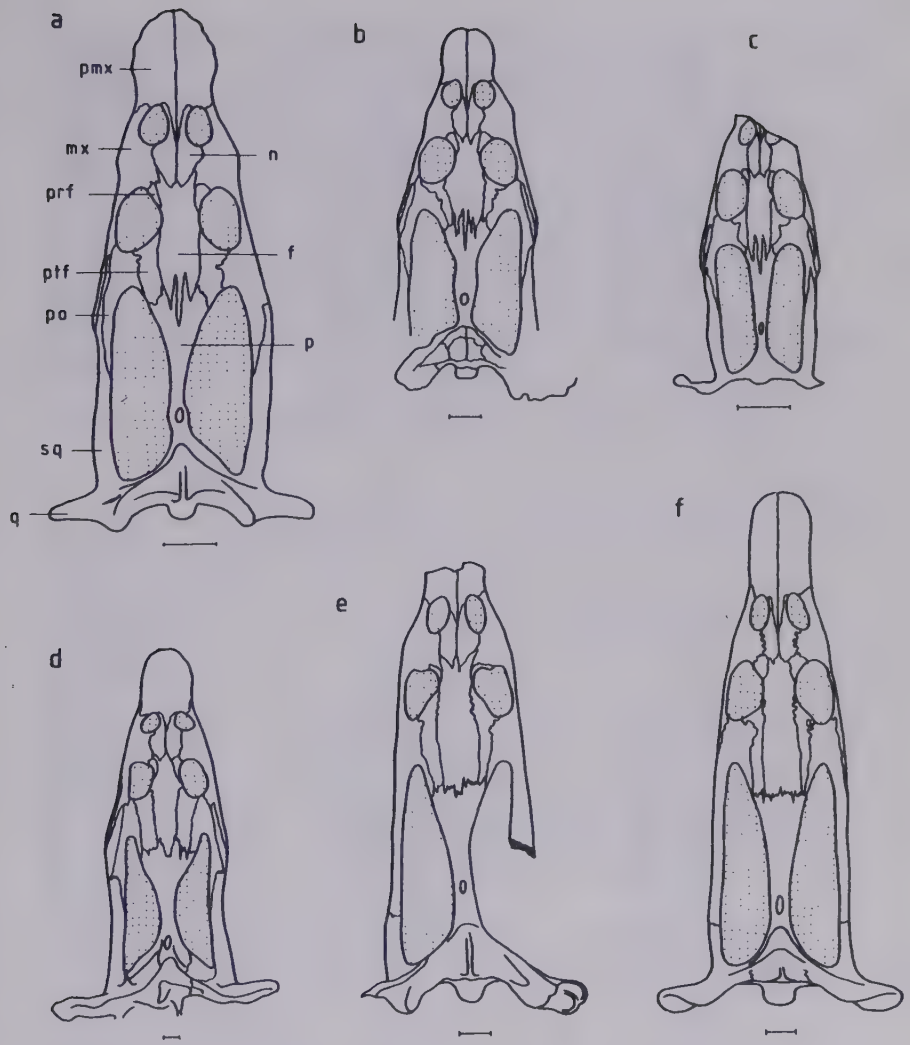


Abb.31: Dorsale Ansicht der Schädel von a) Nothosaurus oldenburgi SCHRÖDER, b) N.crassi SCHRÖDER, c) N.raabi SCHRÖDER, Unterer Muschelkalk; d) Paranothosaurus amsleri PEYER, Anis/Ladin, e) Nothosaurus mirabilis MÜNSTER, f) N.mirabilis MÜNSTER, Oberer Muschelkalk.
(a, b, c nach SCHRÖDER 1914, d nach KUHN-SCHNYDER 1966, e,f nach v.MEYER 1847-54; Maßstab = 2cm).

Fig.31: Dorsal views of the skulls of a) Nothosaurus oldenburgi SCHRÖDER, b) N.crassi SCHRÖDER, c) N.raabi SCHRÖDER, Lower Muschelkalk; d) Paranothosaurus amsleri PEYER, Anisian/Ladinian; e) Nothosaurus mirabilis MÜNSTER, f) N.mirabilis MÜNSTER, Upper Muschelkalk. .
(scale lines equal 2 cm).
pmx praemaxillare, mx maxillare, n nasale, prf praefrontale, f frontale, ptf postfrontale, po postorbitale, p parietale, sq squamosum, q quadratum.

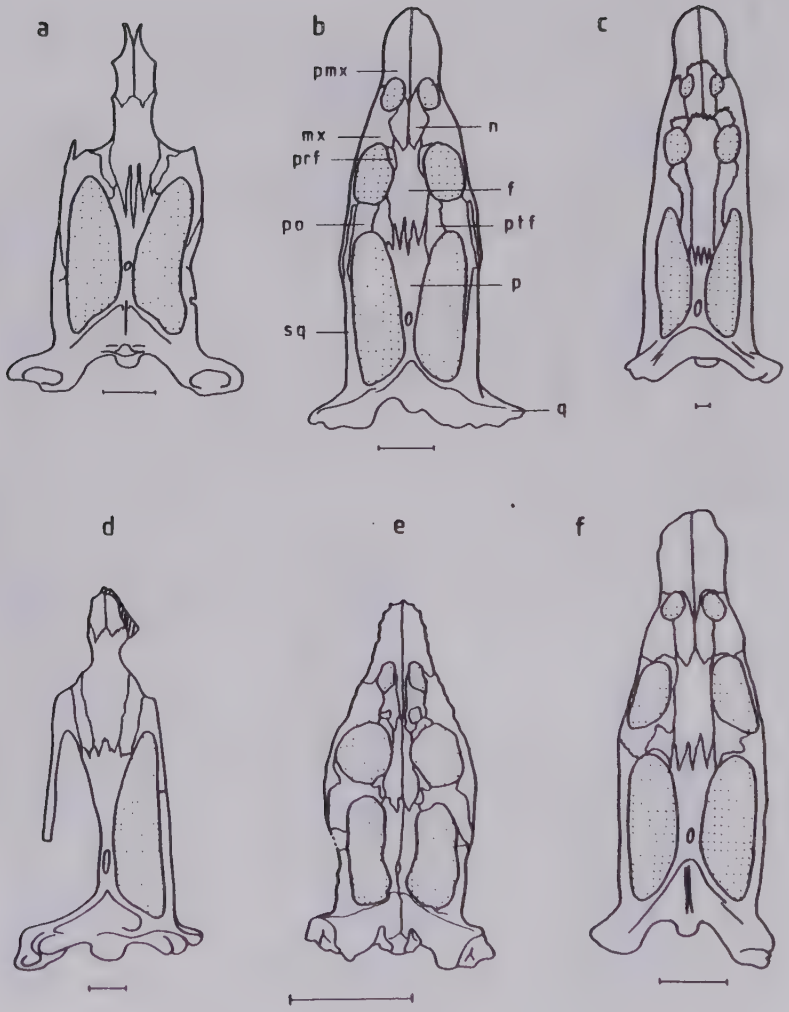


Abb.32: Dorsale Ansicht der Schädel von a) Nothosaurus marchicus KOKEN, b) N.procerus SCHRÖDER, Unterer Muschelkalk; c) N.andriani v.MEYER, d) N.münsteri v.MEYER, Oberer Muschelkalk; e) Lariosaurus balsami CURIONI, Ladin; f) N.juvenilis EDINGER, Oberer Muschelkalk. (a, b nach SCHRÖDER 1914, c nach FRAAS 1869, d nach v.MEYER 1847-54, e nach MAZIN 1985, f nach EDINGER 1921; Maßstab = 2cm).

Fig.32: Dorsal views of the skulls of a) Nothosaurus marchicus KOKEN, b) N.procerus SCHRÖDER, Lower Muschelkalk; c) N.andriani v.MEYER, d) N.münsteri v.MEYER, Upper Muschelkalk; e) Lariosaurus balsami CURIONI, Ladinian; f) N.juvenilis EDINGER, Upper Muschelkalk.

pmx praemaxillare, mx maxillare, n nasale, prf praefrontale, f frontale, ptf postfrontale, po postorbitale, p parietale, sq squamosum, q quadratum. (scale lines equal 2 cm).

angustifrons und Nothosaurus münsteri aus Oberem Muschelkalk in dieselbe Gruppe. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die morphologischen Unterschiede am Schädel innerhalb der Gattung Nothosaurus und sogar innerhalb der Nothosaurus-Gruppe im Oberen Muschelkalk und der Nothosaurus-Gruppe im Unteren Muschelkalk mindestens ebenso groß sind wie die Differenzen zwischen den Schädeln von Nothosaurus, Paranothosaurus und Lariosaurus. Schädelform, Lage und Proportionen der Schädelöffnungen, Unterkiefer und Gebiß sind bei allen drei Gattungen sehr ähnlich (Abb. 31-33). Von Paranothosaurus sind knöcherne Scleralplatten bekannt.

Wirbelsäule: Auf die Differenzen im Bau der Wirbelsäule zwischen Nothosaurus im Oberen und im Unteren Muschelkalk und auf die Ähnlichkeiten im Bau der Wirbelsäule bei Nothosaurus aus dem Unteren Muschelkalk und Paranothosaurus haben bereits PEYER (1939) und FISCHER (1956) hingewiesen. Die Skelette von Nothosaurus (Unterer Muschelkalk), Lariosaurus und Paranothosaurus zeigen alle sehr niedrige Dornfortsätze an der gesamten Wirbelsäule. An der Halswirbelsäule (Abb. 34) sind die vorderen Dornfortsätze etwas höher und werden caudalwärts niedriger. Sie behalten dann am gesamten Rumpf dieselbe Höhe bei. Die craniocaudale Ausdehnung der Spinalfortsätze ist so groß, daß sie die gesamte Länge des Neuralbogens einnimmt. Die Dornfortsätze schließen eng aneinander an und erscheinen als ein zusammenhängendes Band (Lariosaurus balsami, BSP Nr. AS I 802; Abb. 35).
Die für Nothosaurus (mo) beschriebene Gelenkung der Dornfortsätze untereinander ist hier nicht entwickelt. Zygosphen und Zygantrum sind aber auch hier paarig (Abb. 36). Bei einigen Wirbeln (z.B. SMF Nr. R 568, R 739) gehen vom Boden des Zygantrums zwei Fortsätze aus, die in Aussparungen unterhalb des Zygosphens greifen. Es liegt also auch bei diesen Nothosauriern eine zusätzliche Wirbelgelenkung vor. Die Wirbel sind breit (dorsale Ansicht); die Zygapophysen sind kräftig, ihre Facetten sind an der gesamten Wirbelsäule horizontal orientiert (Abb. 37). Die Wirbelzahlen lauten für Paranothosaurus: 19 Halswirbel, 26 Rumpfwirbel, 5 Kreuz-

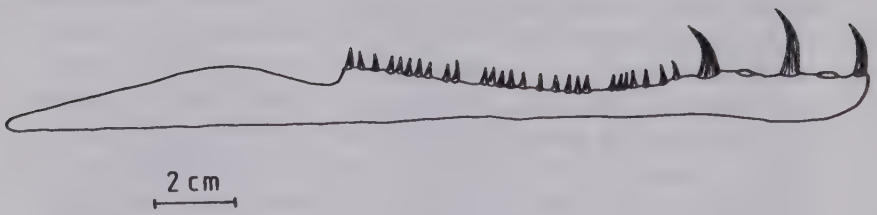


Abb.33: Rechter Unterkiefer von Nothosaurus sp., Unterer Muschelkalk (NMBPM).
Fig.33: Lower jaw of Nothosaurus sp., Lower Muschelkalk (NMBPM).

Posterior part of the cervical vertebral column

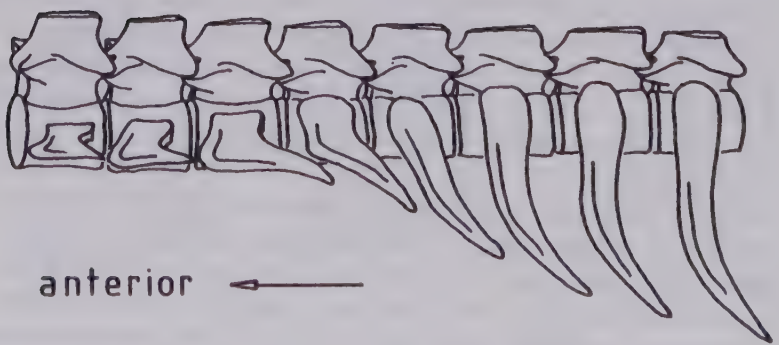


Abb.34: Nothosaurus, Unterer Muschelkalk; Ausschnitt der hinteren Halswirbelsäule; die Dornfortsätze nehmen caudad an Höhe ab; die Facetten der Zygapophysen sind horizontal orientiert.
Fig.34: Nothosaurus, Lower Muschelkalk; In the cervical vertebral column the height of the neural spines decreases posteriorly. In the trunk the neural spines are low. The facettes of the zygapophyses are oriented horizontally.

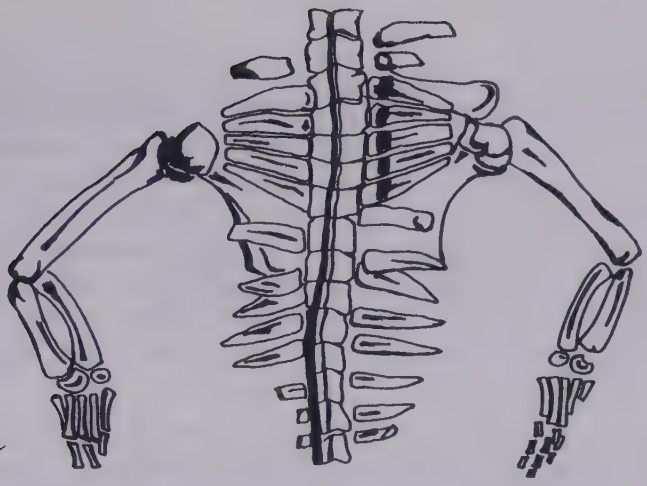
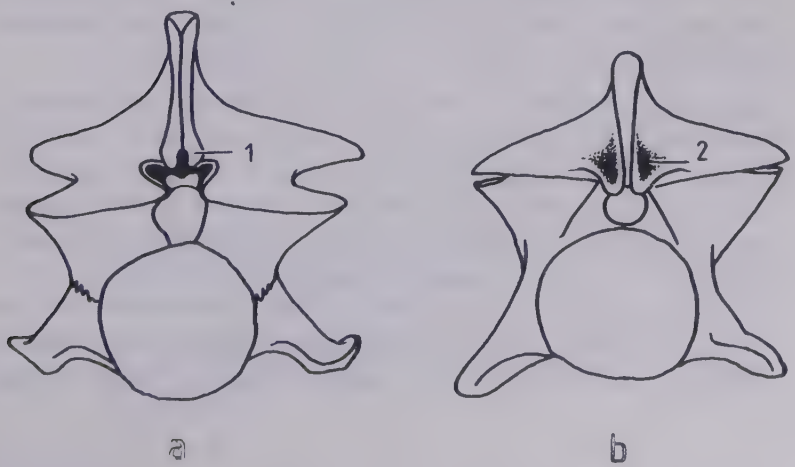


Abb.35: Die dorsale Ansicht des Beckenbereichs von Lariosaurus zeigt das enge Aneinanderschließen der niedrigen Dornfortsätze (BSP Nr. AS I 802).

Fig.35: The dorsal view of the pelvic region of Lariosaurus shows that the neural spines are attached to one another. (BSP Nr. AS I 802).

Abb.36: Nothosaurus, Unterer Muschelkalk; Halswirbel, a) anterior, b) posterior (SMF R 47).
Zwei Fortsätze unterhalb des Zygantrums (2) greifen in Vertiefungen unterhalb des Zygosphens (1).

Fig.36: Nothosaurus, Lower Muschelkalk; cervical vertebra, a) anterior, b) posterior view (SMF R 47).
Two processes below the zygantrum (2) fit in two cavities below the zygosphene (1).



beinwirbel, ca. 60 Schwanzwirbel (PEYER 1939); für Lariosaurus: 21 Halswirbel, 22 Rumpfwirbel, 5 Kreuzbeinwirbel, 46 (?) Schwanzwirbel; für Nothosaurus (mu): 19 Halswirbel, mind. 19 Rumpfwirbel, Zahl der Sacral- und Schwanzwirbel unbekannt (Angaben nach SCHRÖDER 1914 für N. raabi). Diese Gattungen haben demnach relativ zur gesamten Körperlänge einen kürzeren Hals als Ceresiosaurus. Das Verhältnis Schädel plus Halslänge zu Rumpflänge zu Schwanzlänge dürfte für Paranothosaurus etwa 0,8 : o,9 : 1 für, Lariosaurus etwa 1 : 1 : 1 sein.

Rippen: Paranothosaurus, Lariosaurus und Nothosaurus (mu) besitzen ein Kreuzbein aus 5 Wirbeln, mit denen die Rippen nicht verwachsen sind. Die Rippen gelenken mit kurzen Querfortsätzen und weisen, von dorsal gesehen, nach lateral (Abb. 38). Sie schließen eng aneinander an und konvergieren zum Ilium hin. Ob alle fünf Rippenpaare tatsächlich mit dem Darmbein direkt in Verbindung standen, scheint in Anbetracht des kleinen Iliums unwahrscheinlich. Sie bilden aufgrund des engen Zusammenschlusses eine morphologische Einheit und werden deshalb hier als Sacralrippen zusammengefaßt. Die Lendenrippen sind gegenüber den Rumpfrippen stark verkürzt (Abb. 40). Die Schwanzbasis ist durch kräftige, breite, dorsoventral flache Rippen gekennzeichnet.

Schultergürtel: Der Schultergürtel ist schwächer gebaut als bei Nothosaurus (mo) und bei Ceresiosaurus. Der claviculare Bogen ist bei Nothosaurus raabi und besonders bei Paranothosaurus als schmale Spange entwickelt; auch die caudade Ausdehnung der Coracoide ist geringer (Abb. 41).

Gliedmaßen: Vorder- und Hinterextremitäten sind ungefähr gleichstark entwickelt. Die Form des Oberarmknochens entspricht der bei Nothosaurus (mo), der Knochen ist aber weniger massig. Es fehlen die deutlich entwickelten Vorsprünge und Kanten zum Muskelansatz, welche der Humerus von Nothosaurus (mo) und von Ceresiosaurus aufweist (Abb.42). Bei Nothosaurus raabi ist der Humerus etwas kürzer als das Femur und kaum dicker. Auch bei Paranothosaurus ist der Oberarmknochen, gemessen an der Größe des Skelettes, vergleichsweise

Trunk vertebra of *Nothosaurus*, Lower Muschelkalk

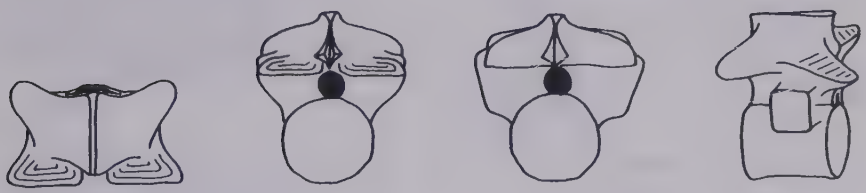


Abb.37: Nothosaurus, Unterer Muschelkalk; Rumpfwirbel schematisch; a) dorsal, b) anterior, c) posterior, d) lateral.

Fig.37: Nothosaurus, Lower Muschelkalk; thoracal vertebra, schematic; a) dorsal, b) anterior, c) posterior, d) lateral view.

Sacrum and Pelvis of the Lower Muschelkalk

Nothosaurus

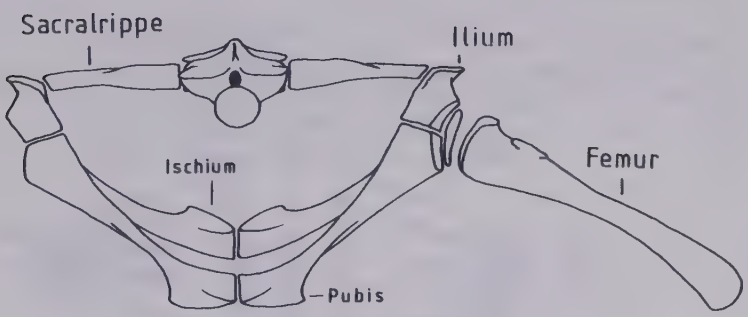


Abb.38: Nothosaurus (Unterer Muschelkalk); Becken und Kreuzbein in cranialer Ansicht; die Sacralrippen weisen nach lateral und sind nicht mit dem Wirbel verwachsen (vgl. Abb.17).

Fig.38: Nothosaurus (Lower Muschelkalk); anterior view of pelvis and sacrum; the sacral ribs are oriented laterally and are not fused with the vertebrae. (s.Fig.17).

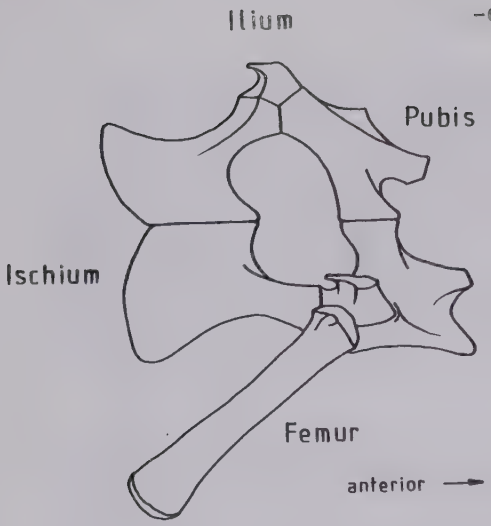
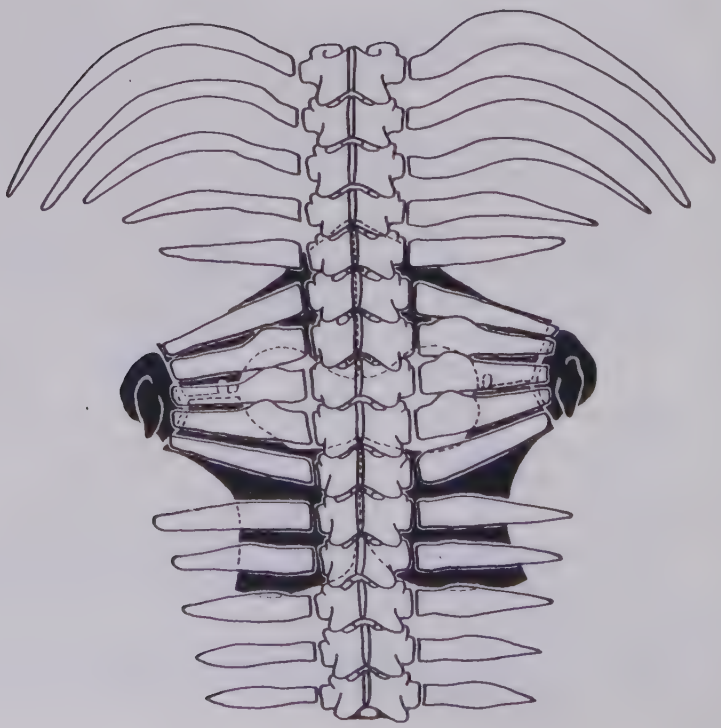


Abb.39: Nothosaurus; Becken und Femur, nach einem von DIENST und NEUBAUER 1932 montiertem Skelett (NMBPM).

Fig.39: Nothosaurus; pelvis and femur, after a skeleton mounted by DIENST and NEUBAUER 1932 (NMBPM).

Abb.40: Dorsale Ansicht der Lenden-, Kreuzbein- und vorderen Schwanzregion von Lariosaurus (schwarz: Becken). Die distal konvergierenden Sacralrippen schaffen eine besondere Mobilität im Beckenbereich.

Fig.40: Dorsal view of the lumbal, sacral and anterior caudal region of Lariosaurus (black: pelvis). The distally converging sacral ribs cause a special mobility of the pelvic region.



Shoulder girdle of *Ceresiosaurus*

Paranothosaurus

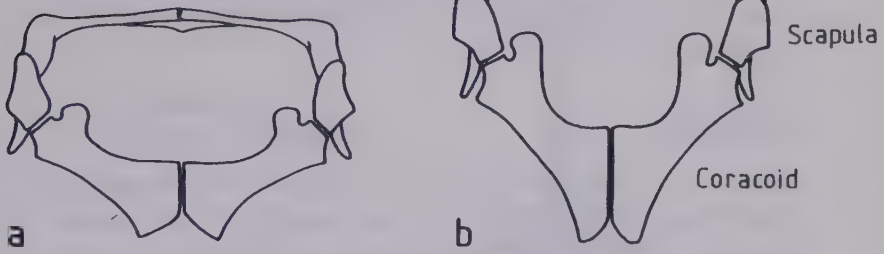
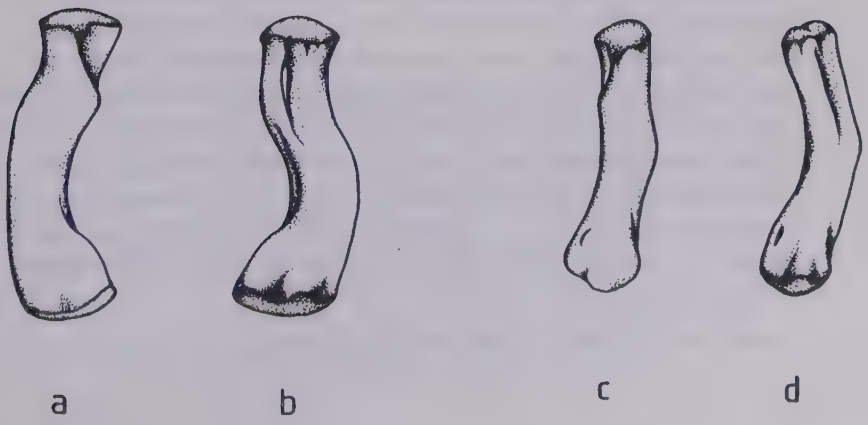


Abb.41: Die Schultergürtel von a) Paranothosaurus und b) Ceresiosaurus im Vergleich. Bei Paranothosaurus ist die craniocaudale Ausdehnung des Schultergürtels geringer und der claviculare Bogen schwächer gebaut.

Fig.41: Comparison of the shoulder girdles of a) Paranothosaurus and b) Ceresiosaurus. In Paranothosaurus the craniocaudal extension of the shoulder girdle is not as great as in Ceresiosaurus and the clavicular arch is not as robust .

Abb.42: a) ventrale, b) dorsale Ansicht des rechten Humerus von Nothosaurus, Oberer Muschelkalk; c) ventrale Ansicht des rechten, d) dorsale Ansicht des linken Humerus von Nothosaurus raabi, Unterer Muschelkalk.

Fig.42: a) ventral, b) dorsal view of the right humerus of Nothosaurus, Upper Muschelkalk; c) ventral view of the right, d) dorsal view of the left humerus of Nothosaurus raabi, Lower Muschelkalk.



schwach entwickelt.
Die Unterarm- und Unterschenkelknochen sind besonders bei Lariosaurus sehr breit, kurz und flach. Lariosaurus zeichnet sich außerdem durch Phalangenvermehrung zumindest an der Vorderextremität aus. Die Phalangenformel betrug hier vermutlich 4, 5, 5, 5, 3.

Lokomotion

Die für die Ruderschwimmer beschriebenen Skelettmerkmale sind hier nicht ausgebildet. Der schwächere Humerus und die weniger deutlich entwickelten Knochenvorsprünge zum Muskelansatz an dessen Proximalende lassen auf eine schwächere Oberarmmuskulatur als bei Nothosaurus (mo) und Ceresiosaurus schließen. Der geringere craniocaudale Durchmesser des Schultergürtels zeigt keine besonders stark entwickelte pro- und retraktorische Muskulatur an.

PEYER (1934) hat die Ansicht geäußert, daß die Vorderextremität von Lariosaurus zur starren "Ruderpaddel" umgebildet und das Ellbogengelenk einer Biegung nicht mehr fähig war, während die Hinterextremität im Knie biegsam war. Er schreibt dem Schwanz einen "bedeutenden Anteil an der Lokomotion" (PEYER 1934: 124) zu. Dieselben Annahmen macht er für Pachypleurosaurus. Dementsprechend rekonstruiert er Lariosaurus als aquatisches Reptil mit einer in sich unbeweglichen Vorderflosse, deren einzelne Finger äußerlich nicht in Erscheinung treten, und mit im Knie angewinkelten Hinterbeinen, an deren Füßen fünf einzelne Zehenstrahlen ausgebildet sind. Dabei konnte sich PEYER nach eigenen Angaben nicht "darüber entscheiden, wie die starre Vordergliedmaße, die im Kniegelenk biegsame und stets in gebogener Stellung erhaltene Hinterextremität und der Schwanz bei der Schwimmbewegung zusammenwirkten"(S.127). Tatsächlich ist eine Schwimmweise und ebenso terrestrische Lokomotion unter solchen Voraussetzungen schwer vorstellbar.

Eine Extremität, die als Ruder verwendet wird, darf nicht

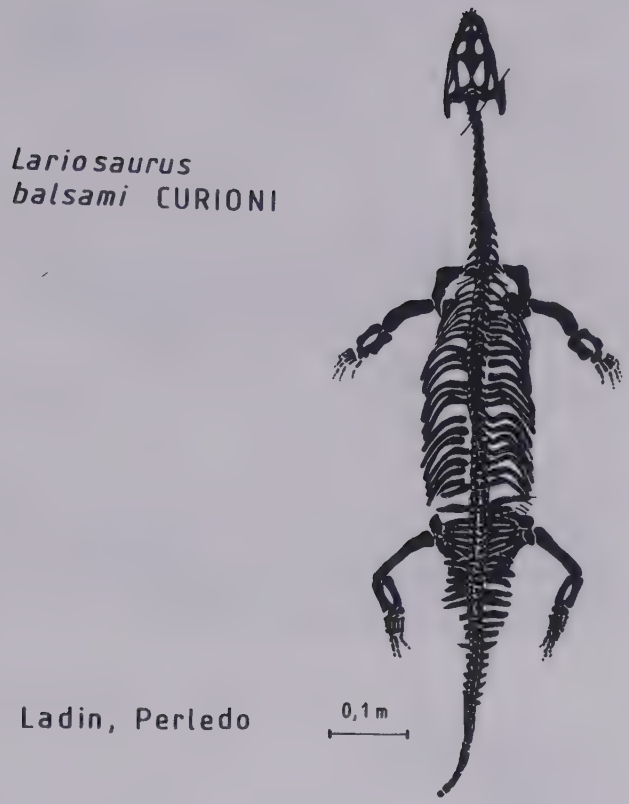


Abb.43: Lariosaurus balsami CURIONI (BSP AS I 802). Aufgrund dieser Extremitätenstellung rekonstruiert PEYER (1934) die Vorderextremität als starres Ruderorgan, die Hinterextremität als im Knie bewegliche Gliedmaße.

Fig.43: Lariosaurus balsami CURIONI (BSP AS I 802). PEYERs reconstruction of the fore limb as a rigid structure without a flexible elbow joint and the hind limb with a flexible knee joint is based on this position of the extremities.

a

b

Abb.44: Krokodil, a) aufmerksam, b) ruhend: die Vorderbeine liegen dicht am Körper an, die Innenflächen der Hand weisen nach oben; Hinterbeine angewinkelt (nach Fotografien in der Wilhelma/Stuttgart).
Fig.44: Crocodile, a) attentive, b) resting: forlegs close to the trunk; hindlegs sprawled out.

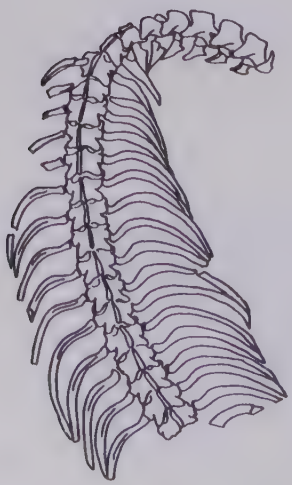


Abb.45: Rumpfskelett eines Nothosauriers aus dem Unteren Muschelkalk; Wirbelsäule stark gebogen (NMBPM MB.I. 033.20).
Fig.45: Trunk skeleton of a nothosaur from the Lower Muschelkalk; vertebral column is bent. (NMBPM MB.I. 033.20.)

starr sein, sondern sie muß, um den Rückholschlag unter möglichst geringem Wasserwiderstand durchführen zu können, entweder adduziert nahe am Körper oder mit ihrer schmalen Seite gegen die Strömung nach vorne gebracht werden können. Auch rechfertigen die skelettanatomischen Ähnlichkeiten zwischen Vorder- und Hinterextremität eine solch unterschiedliche Konstruktion, wie sie PEYER vorschlägt, nicht.

PEYERs These beruht auf der Beobachtung, daß bei den Skeletten von Lariosaurus und auch bei den zahlreichen Pachypleurosaurier-Exemplaren fast stets die Vorderextremitäten nach hinten gestreckt sind und meist am Körper anliegen, die Hinterbeine dagegen mit dem Femur vom Rumpf abstehen und im Knie gebogen erhalten sind (Abb.43).

Untersuchungen an anderen fossilen und auch rezenten Reptilien zeigen aber, daß diese Extremitätenstellung eine der häufigsten ist. Die von WEIGELT (1927) abgebildeten, im Wasser treibenden Alligatorenleichen zeigen ebenso wie verendete und unter Trockenheit mumifizierte Eidechsen dieselbe Stellung der Gliedmaßen. Sie kann aber nicht nur am Körper toter oder am Skelett fossiler Reptilien beobachtet werden, sondern auch an lebenden Tieren. Abb. 44a zeigt ein Krokodil in aufmerksamer Haltung, Abb.44 b dasselbe Tier in Ruhestellung. Die besagte Orientierung der Extremitäten ist augenscheinlich eine entspannte Lage, die sich nach dem Tod ebenfalls einstellt. PEYERs Methode, allein aus biostratinomischen Befunden funktionelle Schlußfolgerungen zu ziehen, erscheint unzureichend.

Möglicherweise unterlief PEYER (1934) ein weiterer Fehler. Wie Abb. 44 b zeigt, weist bei dieser Körperstellung die Innenfläche der Hand nach oben und der 1. Fingerstrahl liegt innen. Auch der Unterarm ist so gedreht, daß der Radius medial und die Ulna lateral liegt. Nach den unterschiedlichen Beschreibungen zu urteilen, die für Radius und Ulna gegeben werden, sind in der Literatur beide Knochen offenbar öfters verwechselt. Bei PEYER (1934) fällt auf, daß er die Ulna eines Lariosaurus-Exemplares als viel breiter im Vergleich zum Radius beschreibt und gleichzeitig darauf hinweist, daß am

Unterschenkel die Verhältnisse umgekehrt seien. Die Phalangenvermehrung von Lariosaurus liegt deshalb am vermutlich radialen Rand.

Die breiten Zygapophysen mit horizontal orientierten Facetten und die Tatsache , daß einige Rumpfskelette in lateral stark gekrümmter Stellung vorliegen (Abb. 45), weisen darauf hin, daß eine gute seitliche Bewegungsfähigkeit der Wirbelsäule gegeben war. Eine Vergleichsmöglichkeit bieten Schlangenwirbel: Die Facetten der Zygapophysen sind ebenfalls horizontal gestellt und die Dornfortsätze niedrig (Python reticularis, Schaumuseum SMF). Was den Bau der Wirbelsäule angeht, scheinen Lariosaurus, Paranothosaurus und Nothosaurus (mu) demnach zum Schlängelschwimmen in der Lage gewesen sein. Die zusätzliche Wirbelgelenkung unterhalb der Zygosphen-Zygantrum-Verbindung schränkt die, zumindest passive, Beweglichkeit der Wirbelsäule nicht ein, wie sich am Fossilmaterial testen läßt.

Durch das distale Konvergieren der Sacralrippen entsteht sowohl zwischen Sacrum und Lende als auch zwischen Sacrum und Schwanzbasis ein Winkel (Abb. 40). Dies spricht für eine Zone erhöhter Mobilität und ist als Hinweis auf die Manövrierfähigkeit von Bedeutung.

Der Bau der Schwanzbasis mit den kräftigen Rippen läßt außerdem auf einen großen Querschnitt der Axialmuskulatur und damit auf die Fähigkeit zu kräftigen, seitlichen Schwanzschlägen schließen. Unter den rezenten Reptilien hat der Dornschwanz (Uromastyx), der mit Schwanzschlägen Feinde abwehrt, sehr kräftig entwickelte Querfortsätze im vorderen Schwanzbereich

Es sprechen also einige Indizien dafür, daß Lariosaurus, Paranothosaurus und Nothosaurus im Unteren Muschelkalk als Schlängelschwimmer an das aquatische Leben angepaßt waren. Die Phalangenvermehrung an der Vorderextremität von Lariosaurus muß dem nicht widersprechen, da deren Ausbildung als Flosse zur Balance und Steuerung nur von Vorteil sein kann.

Entsprechend dem in Kap. 4.1. enwickelten Modell zur terrestrischen Fortbewegung müßte angenommen werden, daß diese

Schlängelschwimmer nicht in der Lage waren, sich schreitend auf dem Festland fortzubewegen, da ihre Sacralrippen wegen ihrer lateralen Orientierung der vom Femur auf das Acetabulum wirkenden Kraft nicht entgegenarbeiten konnten. Vielleicht war dieses Sacrum aber auch eine andere Methode, um bei reduziertem Ilium Landgang zu ermöglichen: 5 Sacralrippenpaare sind außergewöhnlich viel. Der Effekt einer solchen Konstruktion ist, daß die einwirkende Kraft verteilt und die Entstehung einer punktförmig wirkenden Kraft verhindert wird. Dadurch, daß die vom Ilium auf das Sacrum wirkende Kraft auf 5 Sacralrippen verteilt werden kann, reduziert sich die auf die einzelne Rippe wirkende Kraft.

Für Lariosaurus und Nothosaurus (mu) ist zusätzlich die geringe Körpergröße zu berücksichtigen, denn für Tiere mit geringerem Körpergewicht ist es denkbar, daß zur Unterstützung des Rumpfes eine Konstruktion wie ein kräftiges Ilium oder ventrolateral gerichtete Sacralrippen nicht notwendig ist. Es waren ja gerade die größten und damit schwergewichtigsten Nothosaurier, die solche Sacralrippen hatten. Mit der oben geschilderten, funktionellen Interpretation der hohen Sacralwirbelzahl könnte also für die kleinen Schlängelschwimmer die Fähigkeit zum Landgang abgeleitet werden. Das distale Konvergieren fände damit eine zweite funktionelle Erklärung: Gegenüber den anterior und posterior wirkenden Kräften der dorsalen Muskulatur bietet eine derartige Schrägstellung der Rippen eine stabilere Lage.

Für Paranothosaurus scheint wegen seiner erheblichen Körpergröße Landgang unwahrscheinlich. Seine terrestrische Fortbewegung könnte, wie auch für Ceresiosaurus vermutet, robbend gewesen sein oder, da er wahrscheinlich auch schlängelnd schwamm, schlängelnd (Abb. 46).

Ökologie

Da durch axialen Antrieb bei Wirbeltieren höhere Geschwindigkeiten als durch paraxialen Antrieb erzeugt werden, waren die Schlängelschwimmer im Wasser wahrscheinlich die schnellsten

Abb.46: Mögliche terrestrische Fortbewegungsweise von Paranothosaurus (Anis/Ladin). (Zeichnung: K.SCHMIDT).

Fig.46: Possible terrestrial mode of locomotion of Paranothosaurus (Anisian/Ladinian).

Abb.47: Lariosaurier (Ladin-Karn) als gewandte, axiale Schwimmer (Zeichnung:K.SCHMIDT).

Fig.47: Lariosaurs (Ladinian-Karnian) as agile axial swimmers.

und gewandtesten aller Nothosaurier. Sie waren demnach auch in der Lage, durch kurze Verfolgung Beute zu jagen. Räuberische Lebensweise ist durch das Gebiß dokumentiert, das bei allen bisher behandelten Gattungen nahezu identisch ist. Als Beute kommen wiederum Fische und kleinere Tetrapoden in Frage.

4.3.1. Proneusticosaurus (Unterer Muschelkalk)

Aus dem untersten Muschelkalk Oberschlesiens beschrieb VOLZ (1902) Proneusticosaurus. Er stellte die Arten P. silesiacus und P. madelungi auf und vermutete einen näheren phylogenetische Zusammenhang dieser Gattung mit Neusticosaurus, da bei beiden tonnenförmige Wirbelkörper vorliegen.

Die Gestalt der Wirbelbögen, der Bau des Beckens und des Sacrums sprechen aber vielmehr dafür, daß Proneusticosaurus in den Formenkreis um Nothosaurus (mu), Lariosaurus und Paranothosaurus gehört. Im Gegensatz zu diesen kommt jedoch bei Proneusticosaurus eine extreme Form von Pachyostose vor, ein Merkmal, das auch Neusticosaurus auszeichnet. Im Lenden- und Sacralbereich und im Becken weist Proneusticosaurus einige Besonderheiten auf: Das Ischium unterscheidet sich vom Sitzbein der anderen Nothosaurier-Gattungen durch die besonders weite Ausdehnung nach hinten(Abb.48). Dies ist ein Merkmal, das bei einigen aquatischen Reptilien zu finden ist; einerseits bei Plesiosauriern, andererseits bei jurassischen, marinen Krokodilen, etwa bei Steneosaurus und Metriorhynchus, wo es in Kombination mit reduziertem Ilium und ventrolateral gerichteten Sacralrippen vorkommt(vgl. Kap. 5.1.). Das Pubis von Proneusticosaurus ist weniger eingeschnürt zwischen medianem Rand und acetabularen Teil als die Pubes anderer Nothosaurier. Vom lateralen Rand des Pubis steigt eine Leiste an, deren äußere Wand zum Zentrum des Knochens hin konkav ist und einen Teil des Acetabulums bildet und mit deren dorsaler Fläche das Ilium in Kontakt stand (Abb.48). Folglich stand das Ilium annähernd senkrecht auf dem Pubis. Nach VOLZ (1902) sind die Beckenknochen derart verbunden

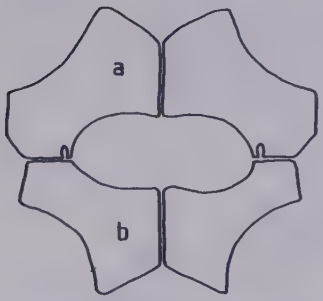
gewesen, daß die Pubes fast horizontal, die Ilia ungefähr vertikal und die Ischia in einem Winkel von etwa 45° zur Senkrechten gegeneinander geneigt standen (Abb.49).

Die erste Lendenrippe ist lanzettförmig und weist leicht nach vorn, die zweite biegt nach hinten um und ihr Vorderrand ist etwas hochgebogen. Im Zusammenhang mit der Ausbildung stark vergrößerter Zygapophysen zwischen den beiden Lendenwirbeln schließt VOLZ auf hohe Beweglichkeit der Lendengegend, die soweit ging, daß sich die erste unter die zweite Lendenrippe schieben konnte. Nach der Freipräparation des Sacrums stellte VOLZ fest, daß jeweils 2 der 6 Sacralrippenpaare verschmolzen waren.

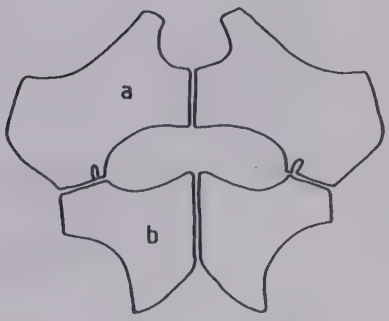
Von der Handwurzel sind Radiale und Ulnare, die Carpalia I - IV sowie nach VOLZ ein Pisiforme erhalten.

Wirbelbau, Sacrum und die spezialisierte Lendenregion lassen vermuten, daß auch Proneusticosaurus ein Schlängelschwimmer war. Das Phänomen der Pachyostose wird in Kap. 4.5. eingehender behandelt.

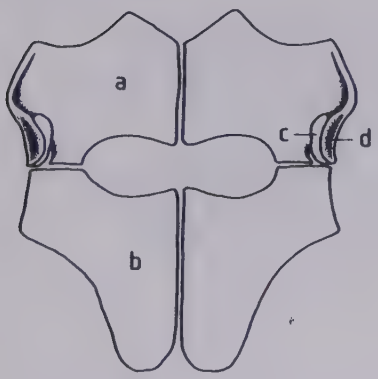
Phygosaurus



Ceresiosaurus



Proneusticosaurus



a pubis

b ischium

c articular surface for the ilium

d acetabular part of the pubis

Abb.48: Beckengürtel von Phygosaurus, Ceresiosaurus und Proneusticosaurus im Vergleich (dorsal); bei Proneusticosaurus ist das Ischium weit nach caudad verlängert. Das Ilium artikuliert auf der dorsalen Fläche des Pubis.

Fig.48: Pelvic girdles of Phygosaurus, Ceresiosaurus and Proneusticosaurus in dorsal view; in Proneusticosaurus the ischium has a wide posterior extension and the ilium articulates with the dorsal surface of the pubis.

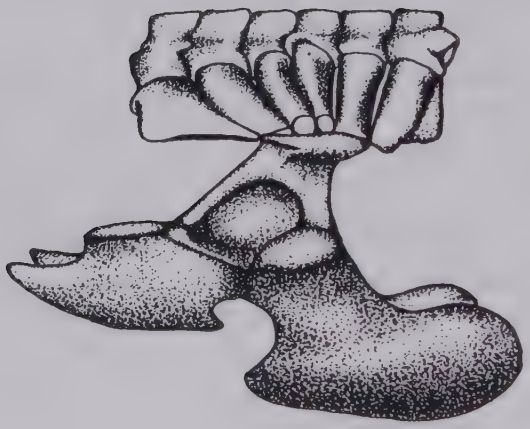
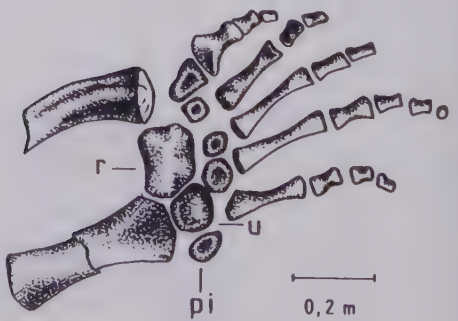


Abb.49: Proneusticosaurus, Unterer Muschelkalk; laterale Ansicht von Kreuzbein und Becken (nach einer Rekonstruktion von VOLZ 1902).

Fig.49: Proneusticosaurus, Lower Muschelkalk; lateral view of sacrum and pelvis (after a reconstruction by VOLZ 1902).

Abb.50: Proneusticosaurus, Unterer Muschelkalk; rechte Vorderextremität.

Fig.50: Proneusticosaurus, Lower Muschelkalk; right fore limb.



4.4. Gruppe 4: Simosaurus (Oberer Muschelkalk - Mittlerer Keuper)

Simosaurus kommt im Oberen Muschelkalk, im Unteren Keuper und im untersten Mittleren Keuper vor. Funde sind aus Süddeutschland und Lothringen bekannt. Den Namen "Simosaurus, die Stumpfschnautze" (v.MEYER 1842:184) wählte der Erstbeschreiber aufgrund der Schädelform, die stark vom Nothosaurus-Schädeltyp und auch vom Pachypleurosaurus-Schädeltyp abweicht (Abb.51).

Spezielle Anatomie

Schädel: Simosaurus hat einen breiten Schädel, der im vorderen Bereich nicht eingeschnürt ist. Die Schädelöffnungen liegen dorsalseitig. Die Temporalöffnungen sind im Vergleich zu Nothosaurus kleiner; sie sind oval und liegen mit der Längsachse parallel zur Schädellängsachse. Nasen- und Augenöffnungen sind rund. Die Orbitae liegen, von dorsal gesehen, etwa in der Schädelmitte. Der Mittelpunkt der Nares liegt in der Mitte der vorderen, der Mittelpunkt der Temporalöffnungen in der Mitte der hinteren Schädelhälfte. Die Länge der Temporalöffnungen macht ungefähr ein Viertel der gesamten Schädellänge aus. Der Durchmesser der Orbitae ist nur wenig kleiner, derjenige der Nares etwa halb so groß.
Das Gebiß von Simosaurus kann als isodont bezeichnet werden, obwohl eine geringfügige Größenzunahme der Zähne vom Maxillare zum Praemaxillare und ebenso im Unterkiefer von hinten nach vorne zu beobachten ist. Die Zähne sind kurz, kegelförmig, gerieft und an der Basis wie eingeschnürt.

Wirbelsäule: Genaue Angaben über die Wirbelzahlen sind nicht möglich. Aus den Funden geht hervor, daß sich Hals-, Rumpf- und Schwanzlänge zueinander ähnlich wie bei den oben beschriebenen Gattungen verhielten. Orientierung und relative Größe der Zygapophysen sind so wie bei Nothosaurus (mo). Die Dornfortsätze sind generell höher als die von Gruppe 3, erreichen aber nicht die Höhe der Spinalfortsätze von Nothosaurus (mo). Sie sind am Rumpf am höchsten; ihre Höhe ist dort etwa gleich dem Wirbelkörperdurchmesser. Die Simosaurus-

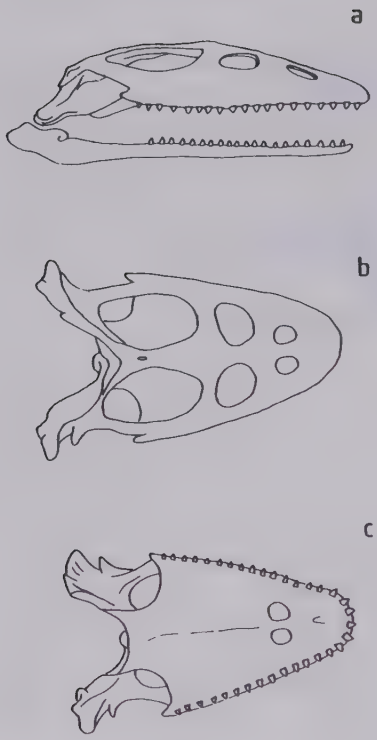


Abb.51: Simosaurus, Oberer Muschelkalk; Schädel in a) lateraler, b) dorsaler und c) ventraler Ansicht. (SMNS 50714).

Fig.51: Simosaurus, Upper Muschelkalk; skull in a) lateral, b) dorsal and c) ventral view. (SMNS 50714).

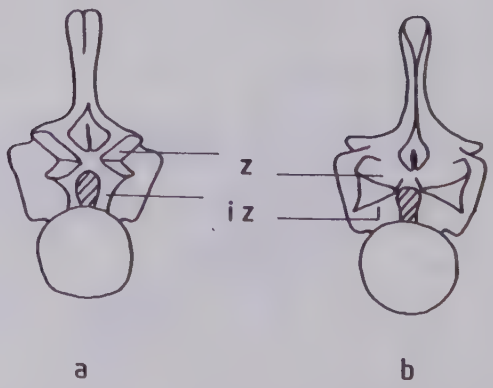


Abb.52: Simosaurus, Oberer Muschelkalk; Halswirbel, a) posterior, b) anterior.
z Zygapophyse
iz Infrazygapophyse

Fig.52: Simosaurus, Upper Muschelkalk; cervical vertebra, a) posterior b) anterior
z zygapophysis
iz infrazygapophysis

Wirbel haben eine doppelte Zygapophysen-Bildung. Die zusätzlichen Zygapophysen (Abb. 52) bezeichnet HUENE (1952) als Infrazygapophysen.

Sacralrippen: Die Sacralrippen von Simosaurus bilden nicht wie bei Gruppe 3 eine geschlossene Einheit, sondern stehen ohne Kontakt zueinander. Bei dorsaler Ansicht weisen sie alle senkrecht zur Wirbelsäule nach lateral. Distal sind die Sacralrippen leicht nach ventral abgeknickt; ihre Artikulationsflächen mit dem Ilium weisen nach ventrolateral.

Schultergürtel: Die posteriore Ausdehnung der Coracoide ist geringer, die Coracoidsymphyse relativ kürzer als bei den rudernden Nothosauriern. Coracoid und Scapula schließen miteinander ein Foramen coracoideum ein (Abb.53). Die Interclavicula hat einen langen posterioren Stiel. Die Clavikeln besitzen je zwei anteriore und einen posterioren Fortsatz.

Beckengürtel: Das Ilium ist nach HUENE (1952: 171) "höher und oben breiter als das von Nothosaurus und hat einen deutlichen Processus posterior". Über der Fläche, die das obere Segment des Acetabulums bildet, befindet sich ein weiterer Fortsatz (Abb. 54).

Gliedmaßen: Die vorderen Gliedmaßen von Simosaurus waren etwas länger als die Hinterbeine. Die Gestalt des Humerus ist der des Nothosaurus-Humerus ähnlich; der Knochen ist aber weniger massig gebaut und die Vorsprünge zur Muskelanheftung sind schwächer ausgebildet. Der zierlichere Knochenbau ist typisch für das gesamte Gliedmaßen-Skelett von Simosaurus. Die Unterarm- und Unterschenkelknochen sind im Verhältnis zu Humerus und Femur länger als bei den Nothosauriern der Gruppen 1 - 3.

Lokomotion

Verglichen mit anderen Nothosauriern, ist der Körperbau von Simosaurus weniger plump, die Gliedmaßen sind relativ

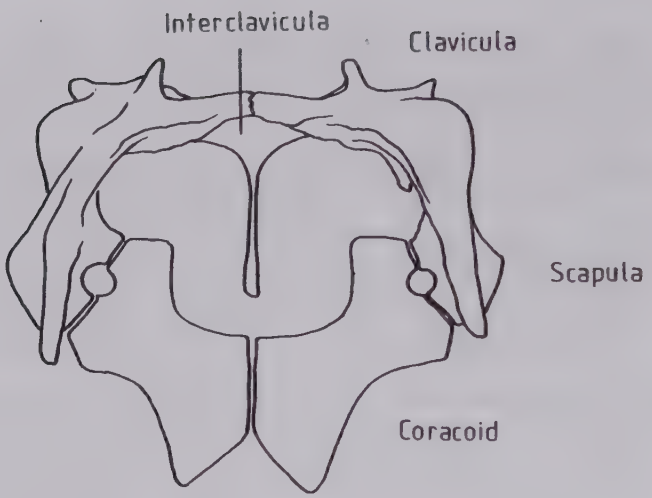


Abb.53: Simosaurus, Oberer Muschelkalk; dorsale Ansicht des Schultergürtels.

Fig.53: Simosaurus, Upper Muschelkalk; shoulder girdle in dorsal view.

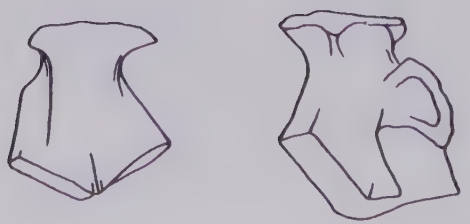


Abb.54: Simosaurus, Ilium;
a) medial
b) ventrolateral.

Fig.54: Simosaurus, Ilium in
a) medial
b) ventrolateral view.

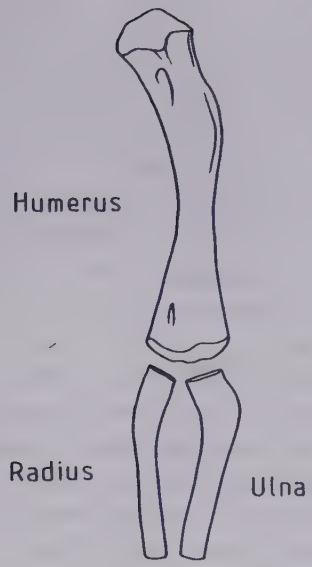


Abb.55: Simosaurus, Oberer Muschelkalk; Humerus, Radius und Ulna, rechts, posteriore Ansicht.

Fig.55: Simosaurus, Upper Muschelkalk; right humerus, radius and ulna, posterior view.

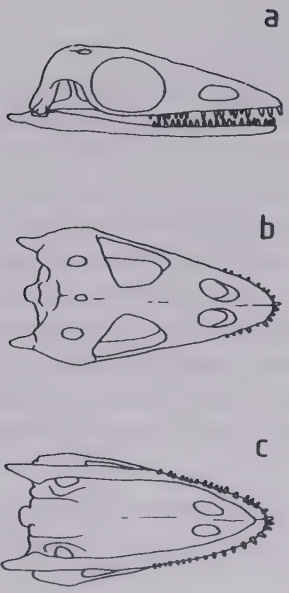


Abb.56: Pachypleurosaurus, Ladin; Schädel in
a) lateraler,
b) dorsaler und
c) ventraler Ansicht
(nach CAROLL 1985).

Fig.56: Pachypleurosaurus, Ladinian; skull in
a) lateral,
b) dorsal and
c) palatal view
(after CAROLL 1985).

länger. Aufgrund der Proportionen von Oberarm und Unterarm bzw. Oberschenkel und Unterschenkel und weil die Knochen im Unterarm und Unterschenkel weniger flach sind als bei anderen Nothosauriern, ähneln die Gliedmaßen eher denen eines terrestrischen Reptils. Auch die anderen Kennzeichen des Simosaurus-Skelettes lassen vermuten, daß es sich eher um ein Landtier als um eines mit Schwimmanpassungen handelt. Die leichte Umbiegung der Sacralrippen nach ventrolateral erinnert an die Verhältnisse bei Nothosaurus (mo), bei dem dasselbe Merkmal viel deutlicher ausgeprägt war und als Hinweis auf Landgang gedeutet wurde.
Ebenso das Ilium mit dem Fortsatz oberhalb der acetabularen Fläche ist dem Ilium eines terrestrisch lebenden Reptils ähnlich. Ein weiterer Hinweis auf terrestrische Lebensweise sind die Dornfortsätze. Ihre Höhe und besonders die Erhöhung im Rumpfbereich kennzeichnen ihre Funktion als Träger des Verspannungssystems, das den Rumpf stabilisiert (vgl. Kap. 4.1.). Als Lokomotionsart kann deshalb für Simosaurus ebenfalls ein Kriechschreiten angenommen werden. Diese Bewegungsweise ist der Fortbewegung rezenter Warane vergleichbar.

Ökologie

Aus dem Gebiß von Simosaurus geht hervor, daß er sich in seiner Lebensweise von den übrigen Nothosauriern unterschied. Obwohl Unterschiede zum Gebiß typisch durophager Tiere, wie etwa Placodontiern, bestehen, wird für Simosaurus malacophage Ernährung angenommen (SANZ 1980). SANZ sieht Ähnlichkeiten zwischen den Zahntypen von Simosaurus und Mosasauriern und nennt als mögliche Nahrungsquellen Lamellibranchiaten, Brachiopoden und besonders Cephalopoden, da deren Schale leichter zu zerstören sei als die von Armfüssern oder Muscheln. Von der Fauna des Muschelkalkes her zu urteilen, kommen außerdem noch Crustaceen als Nahrung in Frage.

Neben der terrestrischen Lokomotion kann natürlich auch für Simosaurus "bottom walk" angenommen werden.

Simosaurus lebte an der Küste und hielt sich wahrscheinlich zur Nahrungssuche im flachen Wasser und am Strand auf, den er wie den Boden des Intertidalbereiches nach Crustaceen und anderen Invertebraten absuchte Abb. 57,58).
Simosaurus unterschied sich von den anderen Nothosauriern, die mit ihm denselben Biotop bewohnten, durch den breiten, kurzen Schädel, das isodonte Gebiß und den leichteren Körperbau.

Abb.57,58: Simosaurus (Oberer Muschelkalk) auf Nahrungssuche im Litoralbereich (Zeichnung: K.SCHMIDT).
Fig.57,58: Simosaurus (Upper Muschelkalk), looking for food in the litoral region.

4.5. Gruppe 5: Die Pachypleurosaurier

Als Pachypleurosaurier werden hier die Gattungen Pachypleurosaurus, Phygosaurus, Neusticosaurus, Anarosaurus, Dactylosaurus, Rhäticonia und Psilotrachelosaurus zusammengefaßt.

Zur Systematik der Gattungen Pachypleurosaurus und Neusticosaurus sind einige einleitende Bemerkungen notwendig: CORNALIA (1854) beschrieb aus dem unteren Ladin in der Nähe von Besano Pachypleura edwarsii CORNALIA. Wie schon LYDEKKER (1889) machte BROILI (1927) darauf aufmerksam, daß "Pachypleura" als Gattungsname für einen Käfer vergeben war und schlug als neuen Namen "Pachypleurosaurus" vor. NOPSCA (1928) folgt diesem Vorschlag. KUHN-SCHNYDER (1959) stellt die Art P. staubi auf. O.FRAAS hatte 1881 aus der Lettenkohle von Ludwigsburg Simosaurus pusillus beschrieben. SEELEY (1882) erkannte den Unterschied dieser Form zur Gattung Simosaurus MEYER 1842 und benannte um in Neusticosaurus pusillus. E.FRAAS (1896) fügte die Spezies N. pygmaeus hinzu.

PEYER (1932) und ZANGERL (1935) stellten die zahlreichen Funde aus der Grenzbitumenzone und den hangenden, ladinischen Kalken des Tessins zu Pachypleurosaurus. Aufgrund detaillierter Untersuchungen des Züricher Materials kommen CAROLL & GASKILL (1985) zu folgendem Schluß: Die wenigen größeren Pachypleurosaurier-Exemplare, vorwiegend von der Lokalität Alla Cascina am Monte San Giorgio und aus einem Horizont, der wahrscheinlich dem Fundhorizont des Typus äquivalent ist, stehen dem Typusexemplar von Pachypleurosaurus edwardsii sehr nahe, während die Masse der kleinen Skelette sich von diesem unterscheidet.

Bereits ZITTEL (1887-90) und LYDEKKER (1889) hatten Pachypleura und Neusticosaurus für identisch gehalten und DEECKE (1886) war ebenfalls deren Ähnlichkeit aufgefallen. In der Tat lassen die Neusticosaurus-Skelette keine Details erkennen, die eine generische Trennung von den kleinen Formen der Alpinen Trias rechtfertigen. CAROLL & GASKILL (1985) ziehen als erste die Konsequenz daraus und ordnen die kleinen Pachypleurosaurier des Tessins der Gattung Neusticosaurus zu.

Auch P. staubi stellen sie zu dieser Gattung. Dieser systematischen Klärung ist unbedingt zuzustimmen.

In der Gruppe, die hier als "Pachypleurosaurier" zusammen gefaßt wird, sind zwei Körpergrößen zu unterscheiden. Pachypleurosaurus erreichte eine Länge von mindestens 1,2 m. Phygosaurus ist eine weniger bekannte Gattung von ähnlicher Größe. Zu der Gruppe der kleinen Pachypleurosaurier gehören außer Neusticosaurus, dessen durchschnittliche adulte Größe bei etwa 45 cm liegt, Anarosaurus und Dactylosaurus. Die trennenden, diagnostischen Merkmale dieser drei Gattungen behandeln CAROLL & GASKILL (1985). Wie aus Abbildungen bei BROILI (1927) und NOPCSA (1928) hervorgeht, sind auch Rhäticonia und Psilotrachelosaurus zu dieser Gruppe zu rechnen. Die Mehrzahl der Nothosaurierreste aus dem Unteren Muschelkalk von Sacrau (Polen) gehört ebenfalls in diesen Formenkreis. Die größte Ähnlichkeit weisen sie mit Dactylosaurus auf. Da das Material (GPIT) nur aus postcranialen Elementen besteht, ist eine Zuordnung nicht eindeutig möglich.
Auch bei den Nothosaurierresten, die TARLO (=HALSTEAD) (1967) aus einer mitteltriadischen Knochenbrekzie, eingelagert im Karst devonischer Kalke, aus Polen beschreibt, dürfte es sich um Angehörige dieser Gruppe handeln. Nach HUENE (1942) kommen kleinwüchsige Pachypleurosaurier auch im obersten Muschelkalk Süddeutschlands und des Elsaß vor.

Spezielle Anatomie

Schädel (Abb. 56): Pachypleurosaurier haben einen relativ kürzeren und breiteren Schädel als Nothosaurus. Bei seitlicher Ansicht ist der Nothosaurus-Schädel wesentlich flacher. Die Temporalöffnungen liegen auch bei Pachypleurosauriern dorsal, Nasen- und Augenöffnungen eher dorsolateral. Die Temporalöffnungen sind, verglichen mit denen der übrigen Nothosaurier und auch in Bezug auf Augen- und Nasenöffnungen sehr klein. Alle Schädelöffnungen sind oval mit der Längsachse parallel zur Schädellängsachse. Die Länge der Orbitalöffnung entspricht einem Viertel der Schädel-

länge. Die Nareslänge ist etwa ein Drittel der Orbitalänge. Die Temporalöffnungen messen etwa ein Drittel der Nareslänge. Der Vorderrand der Orbitae liegt etwa auf der Mitte der Schädellänge, die Mitte der Nares in der Mitte der vorderen Schädelhälfte und die Temporalöffnungen im vorderen Teil des letzten Schädelviertels. Die ventrale Begrenzung der Temporalöffnung, bei Nothosaurus eine sehr schmale Spange, ist eine breite Brücke, gebildet hauptsächlich von Postorbitale und Squamosum. Bei Pachypleurosaurus formt das Postorbitale aber nicht wie bei Nothosaurus die vordere Umrandung der Temporalöffnung, sondern wird vom Postfrontale, das Orbital- und Schläfenöffnung verbindet, davon getrennt.

Die Bezahnung der Pachypleurosaurier zeigt nicht die Differenzierung wie das Gebiß von Nothosaurus. Die vorderen Zähne sind in Ober- und Unterkiefer größer als die hinteren; die Größenzunahme ist kontinuierlich. In "caniner" Position sitzen keine auffallend größeren Zähne. Im Vergleich zu Nothosaurus ist die Zahnbasis breiter, die Zähne sind kürzer und weniger gekrümmt.

Wirbelsäule: Die Pachypleurosaurier weisen bezüglich der Proportionen des Postcraniums einige Unterschiede zu den Nothosauridae (sensu SAINT-SEINE 1955) auf: Wie der Schädel ist auch der Hals relativ kürzer, der Schwanz dagegen länger. Die Länge der Schwanzwirbelsäule ist gleich der übrigen Körperlänge oder übertrifft diese sogar. Die Zahl der Halswirbel ist annähernd 17, die der Rumpfwirbel 19 oder 20 (CAROLL & GASKILL 1985). Die Zahl der Sacralrippen schwankt zwischen 3 und 4. Die Dornfortsätze sind am Rumpf etwas höher als am Hals. Die Höhe der thoracalen Dornfortsätze beträgt etwa das 1,5fache des Wirbelkörper-Durchmessers. Zwischen dem 5. und 15. Schwanzwirbel sind die Spinalfortsätze besonders hoch, etwa um das zweifache des Wirbelkörperdurchmessers, und werden nach dem 17. Caudalwirbel sehr schnell niedriger. Entsprechend verhalten sich die Hämalbögen. Genau dieser Bereich der Schwanzwirbelsäule ist häufig in Seitenlage erhalten, während die anteriore und posteriore Fortsetzung dorsale oder ventrale Ansicht bietet.

Die Zygapophysengelenkflächen, die am Rumpf ungefähr horizontal orientiert sind, bilden zwischen dem 8. und 14. Schwanzwirbel einen Winkel von ca. 20° gegenüber der Horizontalen. Sacralrippen: Die Sacralrippen sind kurz und nach lateral gerichtet und berühren sich gegenseitig nicht.

Schultergürtel: Der Schultergürtel ist massig gebaut. Die Claviculae sind breit; ihr posteriorer Rand ist wie der der Interclavicula zerlappt. Die Coracoide haben keinen oder einen sehr schwach entwickelten präglenoidalen Fortsatz.

Beckengürtel: Wie CAROLL & GASKILL (1985) herausstellen, besitzt das Ilium von Neusticosaurus im Gegensatz zu Pachypleurosaurus einen "supraacetabular buttress", einen Fortsatz oberhalb des acetabularen Teiles.

Gliedmaßen: (Abb. 5,6) Die Länge des Humerus schwankt bei P. edwardsii zwischen 128% und 185% der Femurlänge, bei Neusticosaurus zwischen 67% und 129% (CAROLL & GASKILL 1985). Der Unterarm ist etwa halb so lang wie der Oberarm; der Unterschenkel mißt etwa zwei Drittel des Oberschenkels. Der Radius ist um etwa ein Viertel länger als die Ulna. Tibia und Fibula sind annähernd gleich lang. Der Humerus ist geradegestreckt oder nur leicht gebogen, distal dorsoventral flach und stark verbreitert. Als diagnostischen Unterschied zwischen Pachypleurosaurus und Neusticosaurus nennen CAROLL & GASKILL (1985) neben der absoluten Körpergröße die Phalangenzahlen der ersten und zweiten Finger- und Zehenstrahlen. Die Phalangenformel von Pachypleurosaurus lautet 1, 2, 3, 4, 3 für Hand und Fuß, bei Neusticosaurus 2, 3, 4, 5, 3. Die Phalangenzahl ist also reduziert gegenüber der generellen Phalangenzahl der Reptilien. Zwischen Hand und Fuß besteht ein deutlicher Größenunterschied. Die Hand ist wesentlich feingliedriger gebaut. Ihre Phalangen und die Metacarpalia sind im Vergleich zu den Fußphalangen und den Metatarsalia schmaler und kürzer. Der Bau von Mittelhand und Mittelfuß stimmt bei beiden Gattungen überein. In der Fußwurzel sind Astragalus und Calcaneum verknöchert, in der Handwurzel Ulnare und Intermedium sowie ein Element, das entweder als laterales Centrale oder 4. distales Carpale zu deuten ist (CAROLL & GASKILL 1985).

Pachyostose: Für den Begriff "Pachyostose" gibt es verschiedene Definitionen: PSCHYREMBEL (1977) definiert Pachyostose als Hyperostose (=Verdickung der Kortikalis) verbunden mit Osteosklerose (=Verdichtung des spongiösen Knochens).

Nach D.P. DOMNING (Washington) ist zu unterscheiden zwischen Pachyostose und Osteosklerose (pers. Mitt.). Beide Erscheinungen treten unabhängig voneinander auf. Pachyostose bedeutet, daß das Volumen des Knochens vergrößert wird, während bei der Osteosklerose die Dichte erhöht wird.

Die als Pachyostose bezeichneten Erscheinungen am Skelett von Neusticosaurus untersuchten ZANGERL (1935), NOPCSA & HEIDSIECK (1934) und KAISER (1957). Es stellte sich heraus, daß die Veränderung des Knochens sehr ähnlich derjenigen der Mesosaurier ist (de RICQLES 1974): Einhergehend mit einer Kalzifizierung des Knorpels wächst das Periost zu einem dicken, den Knochen umgebenden Mantel an.

Von diesem Befund kann in jedem Falle eine Gewichtszunahme des Knochengerüstes abgeleitet werde, wenn auch nicht klar ist, welcher der oben genannten Definitionen die Strukturveränderungen der Neusticosaurier-Knochen entsprechen.

Die kleineren Pachypleurosaurier, vor allem Neusticosaurus, sind in viel höherem Maße als Pachypleurosaurus und Phygosaurus durch pachyostotische Veränderungen des Skelettes gekennzeichnet. Diese betreffen vor allem die Wirbelsäule und die Rippen. Der Hauptanteil der Pachyostose liegt im vorderen Thoracalraum.

Lokomotion

Aufgrund der erhöhten Dornfortsätze und besonders hohen Hämalbögen zwischen dem 5. und 15. Schwanzwirbel deuteten bereits CAROLL & GASKILL (1985) den Schwanz von Pachypleurosaurus als lateral abgeflachte Schwimmstruktur. Auch die erwähnte Einbettung dieses Wirbelsäulenabschnittes in Seiten-

lage spricht dafür, daß die Wirbelsäule hier primär seitlich abgeflacht war. Eine Schrägstellung der Zygapophysen-Facetten zwischen dem 8. und 14. Schwanzwirbel ist nach CAROLL & GASKILL auch bei Caiman vorhanden.

Beim Schlängelschwimmen der Krokodile liegt das Wellenzentrum in der Nähe der Schwanzwurzel. Die anteriore Schwanzregion ist der Hauptantriebsteil. Dieser Schwanzteil hat die größte laterale Fläche. Caudal folgt der Hauptvortriebsteil (FREY 1982). Wenn auch ein direkter Vergleich mit Krokodilen nicht möglich ist, da der Krokodilschwanz im anterioren Teil einen doppelten Schuppenkamm trägt und der charakteristische Bau der Krokodilhaut bei der Schwanzbewegung von Bedeutung ist, kann doch zumindest aufgrund der Abflachung und der besonderen Stellung der Zygapophysen, die auf erhöhte Mobilität hinweisen, auf die Rolle des Schwanzes als Schwimmorgan geschlossen werden. Die reduzierte Phalangenzahl spricht nicht für einen Gebrauch der Gliedmaßen als Schwimmorgane. Auch die große Schwanzlänge und der kurze Hals sind eher als Hinweise auf paraxiale Schwimmweise denn als Belege für Rudern oder Paddeln zu sehen. Phygosaurus ähnelt Pachypleurosaurus im Bau des Bewegungsapparates sehr; deshalb gelten für diese Gattungen dieselben Annahmen.

Trotz des in den meisten Merkmalen gleichen Skelettes von Pachypleurosaurus und Neusticosaurus führt die funktionelle Deutung von Neusticosaurus zu anderen Ergebnissen bezüglich der Fortbewegungsweise: Die pachyostotischen Erscheinungen am Skelett von Neusticosaurus und die Tatsache, daß dessen Rumpfwirbelsäule in den meisten Fällen geradegestreckt erhalten ist, zeigen an, daß die seitliche Flexibilität des Rumpfes eingeschränkt war. Deshalb muß auch die Fähigkeit zum Schlängelschwimmen reduziert gewesen sein.

Die Pachyostose macht aber eine andere Fortbewegungsweise für Neusticosaurus wahrscheinlich: Unter den rezenten Vertebraten sind die Seekühe (Sirenia) die einzigen, deren Skelett Pachyostose aufweist. Da pachyostotische Knochen der Seekühe fast immer auch Osteosklerose zeigen, schreibt D.P. DOMNING

beiden Phänomenen dieselbe, hydrostatische Funktion zu (pers. Mitt.). Durch das erhöhte spezifische Gewicht wird der Auftrieb, den die luftgefüllten Lungen erzeugen, ausgeglichen und somit das Tauchen erleichtert. Seekühe weiden am Grund flacher Gewässer Pflanzen ab.

Nach DOMNING ist es möglich, daß die Knochenveränderungen der Neusticosaurier dieselbe Funktion wie die der Sirenen haben. Eine eventuelle zusätzliche, physiologische Funktion im Zusammenhang mit dem Calciumhaushalt hält er für zweitrangig. Eine hydrostatische Funktion im Sinne eines Ausgleiches des durch die Lungen erzeugten Auftriebs wird umso plausibler dadurch, daß der Hauptanteil der "Pachyostose" bei Neusticosaurus im vorderen Thoracalraum liegt.

In Analogie zu den rezenten Seekühen lautet daher der entsprechende Rüchschluss auf Lokomotion und Lebensweise der kleinen Pachypleurosaurier, daß sie sich häufig am Grunde von Gewässern aufhielten. Auch der laterale Fortsatz des Iliums oberhalb der acetabularen Fläche ist als Hinweis darauf zu werten, daß für die Neusticosaurier schreitende Fortbewegung, ob unter Wasser oder auf dem Land, von größerer Bedeutung war als für Pachypleurosaurus mit dem Schwimmschwanz.

Ökologie

Das Pachypleurosaurier-Gebiß war nicht dazu geeignet, wehrhafte Beutetiere zu erfassen und festzuhalten. MATEER (1977) nimmt als Nahrung für Pachypleurosaurier Cephalopoden an. Für die größeren Formen wäre es wohl denkbar, daß sie einen Ammoniten durch einem Biß manövrierunfähig machen konnten oder daß sie Ammoniten, die sich auf dem Meeresboden aufhielten, erbeuten konnten. Von den übrigen Mollusken und den Brachiopoden konnten wahrscheinlich nur besonders dünnschalige Formen von Pachypleurosauriern als Nahrung verwendet werden. Eine weitere Möglichkeit wäre, daß Pachypleurosaurier Aasfresser waren. Auch Fische gehörten sicherlich zu ihrer Nahrung, wobei für die kleinwüchsigen Gattungen

nur Jungfische eine Beute darstellen konnten. Gemäß der für die Neusticosaurier abgeleiteten Fortbewegungsweise müssen für sie auch Invertebraten wie Mollusken und Crustaceen, die sie am Grunde der Gewässer fanden, als Nahrung angenommen werden.

Lebensräume: Weitere Erkenntnisse zur Ökologie der Pachypleurosaurier können auf sedimentologischer Grundlage erzielt werden.

Fundhorizonte der Pachypleurosaurier in der Alpinen Trias sind die Grenzbitumenzone (Anis/Ladin) und die Unteren Meridekalke (Ladin) des Monte San Giorgio. Nach ZORN (1971) bildeten sich die Sedimente der Grenzbitumenzone, einer ca. 15 m mächtigen Wechsellagerung aus bituminösen Dolomiten und Tonsteinen sowie Tuffiten in einem Becken, an das sich nördlich eine Lagune und ein Riffkomplex (Salvatoredolomit) anschlossen. Die Beckentiefe schätzt ZORN auf 30-100 m. Benthos fehlt in den Sedimenten weitgehend. Die Dolomite sind reich an Daonellen und Cephalopoden (RIEBER 1973); in den tonigen Lagen fehlen Mollusken. Die vollständige Erhaltung der Pachypleurosaurier-Skelette und ihre Anreicherung in den Tonsteinen, die nur 1/8 der Gesamtmächtigkeit ausmachen, weisen darauf hin, daß die Ablagerung der wirbeltierreichen Lagen und die Einbettung der Skelette rasch erfolgte. Da wegen der Wassertiefe das Becken selbst nicht als Lebensraum der Pachypleurosaurier in Frage kommt, ist es wahrscheinlich, daß die Reptilien in der seichten Lagune, deren Ablagerungen reich an Invertebraten (Lamellibranchiaten, Gastropoden) sind, lebten, und das sie oder ihre Leichen in das Becken transportiert wurden. Das Vorkommen des festländischen Ticinosuchus (Pseudosuchia) und von Coniferen-Resten spricht für Landnähe (KUHN-SCHNYDER 1974). Die hangenden Meridekalke sind nach ZORN (1971) Flachwasser-Bildungen.

Die Sedimente des Unteren Keuper, in denen die Neusticosaurus-Skelette häufig sind, deutet WURSTER (1968) als weitflächige Delta-Bildungen, deren Schüttung von Norden erfolgte. Den Biotop, den die Neusticosaurier und Nothosaurus bewohnten, kann man sich vorstellen als eine vegetationsreiche Deltalandschaft, gekennzeichnet durch zahlreiche flache Gewässer.

Abb.59,60: Neusticosaurus, Lettenkeuper. (Zeichnung: K.SCHMIDT).
Fig.59,60: Neusticosaurus, Lowermost Upper Triassic.

5. Ergebnisse

- Die Diversität in Bewegungsapparat, Lokomotion und Lebensweise der Nothosaurier war größer als bisher vermutet.

- Die Gruppierung der Nothosaurier nach funktionsmorphologischen Gesichtspunkten stimmt nicht in allen Punkten mit bestehenden systematischen Klassifizierungen überein. Bei gleichem Schädelbau unterscheiden sich die Vertreter der Gattung Nothosaurus aus dem Unteren Muschelkalk von denen aus dem Oberen Muschelkalk im postcranialen Skelett und damit in Lokomotion und Ökologie.

- Im Bau des Schultergürtels der Nothosaurier war ein biomechanisches Prinzip verwirklicht, das sich von den Schultergürtelkonstruktionen anderer Tetrapoden unterscheidet: Der Rumpf war nicht in Muskelschlingen an den Schulterblättern aufgehängt, sondern lag auf dem Schultergürtel, dessen ventrale Elemente eine Platte unter dem Rumpf bildeten.

- Nothosaurus (Oberer Muschelkalk) und Parthanosaurus: Hohe thoracale Dornfortsätze mit Höhenmaximum im vorderen Rumpfbereich ermöglichten eine Verspannung der Wirbelsäule. Die nach ventrolateral gerichteten und mit dem Wirbel verwachsenen Sacralrippen gewährleisteten die Unterstützung des Rumpfes durch die Hinterextremitäten trotz des dorsal reduzierten Iliums. Dadurch war ein Kriechschreiten möglich, eine Gangart, bei der der Rumpf vom Boden abgehoben wird.

  Die Ausbildung der Coracoide als große Knochenplatten, die Orientierung des Glenoids und die deutlichen Muskelansatzstellen anterior und posterior am proximalen Humeruskopf sprechen für die Führung der Vordergliedmaßen in waagrechter Ebene. Aufgrund der großflächigen Ausbildung von Pubis und Ischium konnte auch die ventrale Muskulatur der Hinterextremität breit ausfächern; die Adduktoren wurden funktionell zu Protraktoren und Retraktoren. Deshalb wird als aquatische Lokomotion Rudern abgeleitet. Mit verkürzten und abgeplatteten Unterarm- und Unterschenkelknochen weisen auch die Gliedmaßen Merkmale rudernder Tiere auf.

- Ceresiosaurus:
  Das Skelett zeigt in noch stärkerem Maße Merkmale, die auf Rudern schließen lassen. Schultergürtel und Vorderextremitäten waren im Verhältnis zum Gesamtskelett außergewöhnlich kräftig entwickelt. Deutungsmöglichkeiten:
  1. Vorderextremitäten Hauptantriebsorgan. 2.Zum Verankern beim Ergreifen größerer Beute notwendig. 3. Analog zu Waranen hielt Ceresiosaurus beim Fressen die Beute mit den Vorderextremitäten fest. 4. Ceresiosaurus kletterte zur Nahrungssuche an Riffen oder steilen Felswänden unter Wasser.
  5. Sexualdimorphismus ähnlich wie bei Anuren.

- Nothosaurus (Unterer Muschelkalk), Lariosaurus und Paranothosaurus:
  Schultergürtel und Oberarm sind schwächer gebaut als bei den rudernden Nothosauriern. Flache Neuralbögen, kräftige Zygapophysen mit horizontal orientierten Facetten und die Erhaltung der Rumpfskelette zeigen seitliche Biegefähigkeit der Wirbelsäule, der Bau des Sacrums eine Zone erhöhter Mobilität an. Daraus wird paraxiale Schwimmweise abgeleitet.

- Proneusticosaurus gehört in den Formenkreis um Nothosaurus (Unterer Muschelkalk)- Lariosaurus - Paranothosaurus.

- Simosaurus:
  Hohe Dornfortsätze, die Proportionen der Gliedmaßen und der Bau des Iliums weisen auf terrestrische Lebensweise hin.

- Pachypleurosaurus und Phygosaurus schwammen axial; der lateral abgeflachte Schwanz war Hauptantriebsorgan.

- Bei Neusticosaurus und den anderen kleinwüchsigen Nothosauriern war die seitliche Bewegungsfähigkeit der Wirbelsäule durch Pachyostose eingeschränkt. Der Pachyostose, die sich besonders auf den vorderen Thoracalraum konzentriert, wird hydrostatische Funktion zugeschrieben und im Vergleich mit rezenten Seekühen "bottom walk", Gehen auf dem Gewässergrund, abgeleitet.

Conclusions:

- The diversity among nothosaurs regarding locomotor apparatus, locomotion and ecology was greater than had been supposed so far.

- The classification of nothosaurs under functional aspects does not reflect the systematic classification. The specimens of the genus Nothosaurus from the Lower Muschelkalk and those of the Upper Muschelkalk have the same skull, but differ in the postcranial skeleton and therefore in locomotion and ecology.

- The biomechanics of the nothosaurian shoulder girdle is unique among tetrapods: the trunk suspended by scapular blades but resting on the shoulder girdle, of which the ventral elements formed large plates under the trunk.

- Nothosaurus (Upper Muschelkalk) and Parthanosaurus:
  The tall neural spines with their maximum height at the anterior trunk region are interpreted as part of a ten-

sional system to stabilize the vertebral column. The sacral ribs, which are oriented ventrolaterally and fused with the vertebrae, made support of the trunk by the hind limbs possible despite the dorsally reduced ilium. Therefore the construction of both vertebral column and ilium inicates, that Nothosaurus (Upper Muschelkalk) was able to walk on land with the trunk lifted off the ground.

The aquatic locomotion was rowing. The wide posterior range of the large coracoid plates, the orientation of the glenoid cavity and the muscle insertions at the anterior and posterior side of the proximal end of the humerus show that the fore limbs were moved in a horizontal plane. Pubes and Ischia were widely expanded both anterior and posterior to the acetabulum and made the adductores of the hind limbs function as protractors and retractores. The short and flattened propodial bones characterize the limbs as rowing organs.

- Ceresiosaurus: The features from which rowing is derived for Nothosaurus (Upper Muschelkalk) are developed more distinctly in the Ceresiosaurus skeleton. Ceresiosaurus had extraordinarily stout fore limbs and a very large shoulder girdle, for which several interpretations are suggested: 1. Fore limbs were main propulsive organs. 2. The reptile had to establish itself firmly at the ground while catching prey. 3. Like varans Ceresiosaurus held the prey with the fore limbs on the ground while eating from it. 4. Looking for food Ceresiosaurus climbed on reefs and walls of rock under water. 5. Sexual dimorphism like in anurans, of which the males develop stronger humeral musculature during rutting seasons.

- Nothosaurus (Lower Muschelkalk), Lariosaurus and Paranothosaurus: Pectoral girdle and humeri are less stoutly developed than in the rowing genera. The neural spines are very low, the zygapophyses widely expanded and their facettes are oriented horizontally. These vertebrae and the preservation of the vertebral column indicate lateral flexibility of the vertebral column, the sacrum indicates a special mobility of the lumbal and sacral region. Therefore these nothosaurs are regarded as axial swimmers.

- From a functional point of view Proneusticosaurus (Lower Muschelkalk) belongs to the latter group.

- Simosaurus: Tall neural spines, special characters of the ilium and limb proportions indicate terrestrial mode of life.

- Pachypleurosaurus and Phygosaurus were axial swimmers with the tail as main propulsive organ.

- Pachyostosis limited the lateral flexibility of the vertebral column of Neusticosaurus and the other small nothosaurs.

Analogous to sirenians, the only modern vertebrates which show pachyostosis, bottom walk is derived for these nothosaurs. As pachyostosis in Neusticosaurus is mainly concentrated in the anterior trunk region, hydrostatic function of this phenomenon is most probable. Due to pachyostosis the weight of the skeleton is increased to counterbalance the buoyancy produced by the air-filled lungs.

6. Literaturverzeichnis

ABEL, O.(1912): Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere.- 646 S.; Stuttgart.

ARTHABER, G. (1924): Die Phylogenie der Nothosaurier.- Acta Zool., 5: 439-516; Stockholm.

BALSAMO-CRIVELLI, G. (1839): Descrizione d'un nuovo rettile fossile, della famiglia dei Paleosauri, e di due pesci fossili, trovati nel calcareo nero, sopra Varenna sul Lago di Como, dal nobile Sig. Lodovico Trotti, con alcune riflessioni geologiche.- Politecnico di Milano: 11 S.; Mailand.

BRAUN, J. & REIF, W. E. (1985): A Survey of Aquatic Locomotion in Fishes and Tetrapods.- N.Jb.Geol.Paläont.Abh., 169: 307-332; Stuttgart.

BROILI, F. (1927): Ein Sauropterygier aus den Arlbergschichten.- Sitzungsber.Bayr.Akad.Wiss.,math.-naturwiss.Abt. 1927: 205-228; München.

CAROLL, R.L. (1981): Plesiosaur ancestors from the Upper Permian of Madagascar.- Phil.Trans.roy.Soc.London, B,293: 315-383; London.

CAROLL, R.L. & GASKILL, P.(1985): The nothosaur Pachypleurosaurus and the origin of plesiosaurs.- Phil.Trans.roy. Soc.London, B,309: 343-393; London.

CASE, E.C. (1936): A nothosaur from the Triassic of Wyoming.- Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan, 5: 1-36; Ann Arbor.

COLBERT, E.H. (1980): Evolution of the Vertebrates.- (3rd ed.), 510 S.; New York.

CORNALIA, E. (1854): Notizie zoologiche sul Pachypleura Edwardsii Cor. Nuovo sauro acrodonte degli strati triasici di Lombardia.- Giornale dell'I.R. Istituto Lombardo di Scienze, Lettere de Arti, Nuova ser.T 6: 45-58; Mailand.

CURIONI, M. E. (1847): Cenni sopra un nuovo saurio fossile dei monti Perledo sul Lario e sul terreno che lo racchiude.- Giornale dell'I.R. Istituto Lombardo di Scienze, Lettere de Arti, 16: 157-170; Mailand.

DEECKE , W. (1886): Über Lariosaurus und einige andere Saurier der Lombardischen Trias.- Z.dt.geol.Ges. 38: 170-197; Berlin.

EDINGER, T. (1921): Über Nothosaurus.- Unveröff. Diss.; Frankfurt.

FISCHER, K. (1956): Neue Funde von Nothosaurierresten aus dem Unteren Muschelkalk des Hakels bei Halberstadt.- Unveröff. Diplomarb.; Halle.

FRAAS, E. (1896): Die schwäbischen Trias-Saurier nach dem Material der Kgl. Naturalien-Sammlung in Stuttgart zusammengestellt.- Festgabe des Kgl. Naturalien-Cabinets in Stuttgart zur 42.Versammlung der Deutschen geol.Ges., 18 S. Stuttgart.

-- (1902): Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des Oberen Jura unter spezieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus.- Palaeontographica 49: 1-72; Stuttgart.

FRAAS, O. (1881): Simosaurus pusillus aus der Lettenkohle von Hoheneck.- Jahresh.Ver.vaterl.Naturk.Württ.37: 319-327; Stuttgart.

FREY, E. (1982): Der Bau des Bewegungsapparates der Krokodile und seine Funktion bei der aquatischen Fortbewegung.- Unveröff. Diplomarb.; Tübingen.

FREY, E. & RIESS, J. (1982): Considerations concerning plesiosaur locomotion.- N.Jb.Geol.Paläont.Abh.,164: 193-195; Stuttgart.

GODFREY, S. J. (1984): Plesiosaur subaqueous locomotion a reappraisal.- N.Jb.Geol.Paläont.Mh.11: 661-672; Stuttgart.

GRASSÉ, P.-P. (1950): Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie.- Tome XL, Oiseaux, 1164 S.; Paris.

GRZIMEK, B. (1970): Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreichs.- 5.Bd. Fische 2, Lurche, 568 S.; Zürich.

HAAS, G. (1963): Micronothosaurus stensiöi, ein neuer Nothosauride aus dem Oberen Muschelkalk des Wadi Ramon, Israel.- Paläont.Z.37: 161-178; Stuttgart.

HALSTEAD, L.B. (1962): Ancient animals of the upland.- New Scientist 15: 32.34; London.

-- (1967c): Triassic Reptiles from the Shores of Tethys.- In: ADAMS, C.G. & AGER, D.V. (eds.): Aspects of Tethyan Biogeography, Systematics Association Publ.7: 103-109; London.

HALSTEAD, L.B. & HALSTEAD, J.(1984): A Sea Serpent. The story of a nothosaur.- 32 S.; Hongkong.

HUENE, F.v. (1921): Neue Beobachtungen an Simosaurus.- Acta Zool. 2: 201-239; Stockholm.

-- (1942): Pachypleurosauriden im süddeutschen obersten Muschelkalk.- N.Jb.Min.Geol.Paläont.Mh.,B: 290-295; Stuttgart.

-- (1948): Pistosaurus, a Middle Triassic plesiosaur.- Amer.J.Sci.,246: 46-52 ; New Haven, Connecticut.

-- (1952): Skelett und Verwandtschaft von Simosaurus.- Palaeontogr.102 A: 163-182; Stuttgart.

JAEKEL (1905): Über den Schädelbau der Nothosauriden.- Sitzungsber.Ges.naturforsch.Freunde Berlin, 60: 60-84; Berlin.

KAISER, E. (1957): Untersuchungen zur vergleichenden Osteologie der fossilen und rezenten Pachyostosen.- Unveröff. Diss.; Tübingen.

KOKEN, E. (1890): Über die Bildung des Schädels, der Gehirnhöhle und des Gehörorgans bei der Gattung Nothosaurus.- Sitzungsber.Ges.naturforsch.Freunde Berlin, 6: 108-111; Berlin.

-- (1893): Beiträge zur Kenntnis der Gattung Nothosaurus.- Z.dt.geol.Ges. 45: 337-377; Berlin.

KÄLIN, J. & KNÜSEL, L. (1944): Über die Lokomotionen der Crocodyliden.- Rev.Suisse Zool.Genéve 51: 389-393; Genf.

KUMMER, B. (1959): Bauprinzipien des Säugerskelettes.-235 S.; Stuttgart.

KÜHNKE, R. (1982): Zur Schwimmweise der Mosasaurier.- Unveröff. Diplomarb.; Tübingen.

KUHN-SCHNYDER, E.(1959): Ein neuer Pachypleurosaurier von der Stulseralp bei Bergün (Kt.Graubünden, Schweiz).- Eclogae geol. Helv. 52: 639-658; Basel.

-- (1961): Der Schädel von Simosaurus.- Paläont. Z. 35: 95-113; Stuttgart.

-- (1962): La position des Nothosaurides dans la système des reptiles.- Colloq. internat. Centre nat.rech.scient. 104: 135-144; Paris.

-- (1966): Der Schädel von Paranothosaurus amsleri PEYER aus dem Grenzbitumenhorizont der anisisch-ladinischen Stufe der Trias des Mte.San Giorgio (Kt.Tesin, Schweiz).- Eclogae geol. Helv.59: 517-540; Basel.

KUHN-SCHNYDER, E. (1967): Das Problem der Euryapsida.- Probl. Act.Paleont.,Colloq.internat. Centre nat.rech.scient.163: 335-348; Paris.

-- (1974): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen.- Neujahrsbl.naturf.Ges.Zürich 176: 119 S.; Zürich.

-- (1980): Observations on temporal openings of reptilian skulls and the classification of reptiles.- In. JACOBS, L.L. (ed.): Aspects of vertebrate history: 153-175; Flagstaff.

LYDEKKER, R. (1889): Catalogue of the fossil Amphibia and Reptilia in the British Museum (Nat. Hist.), Part II, Order Ichthyopterygia and Sauropterygia: XXI + 307 S.; London.

MATEER, N. (1977): Form and function in some mesozoic reptiles.- Acta Universitatis Upsaliensis 440: 39 S.; Uppsala.

MEYER, H.v. (1842): Simosaurus, die Stumpfschnautze, ein Saurier aus dem Muschelkalke von Lunéville.- N.Jb.Min. Geol.Paläont.1842: 184-197; Stuttgart.

-- (1847-1855): Zur Fauna der Vorwelt. 2.Abt. Die Saurier des Muschelkalkes mit Rücksicht auf die Saurier aus dem bunten Sandstein und Keuper.- VIII + 167 S.; Frankfurt.

MÜLLER, A.H. (1968): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd.III Vertebraten, Teil 2 Reptilien und Vögel.- 630 S.; Jena.

MÜNSTER, G.Graf von (1834): Vorläufige Nachricht über einige neue Reptilien im Muschelkalke von Baiern.- N.Jb.Min. Geol.Paläont.1834: 521-527; Stuttgart.

NOPCSA , F. (1928): Palaeontological Notes on Reptiles.III. On some Nothosaurian Reptiles from the Trias.- Geologica Hungar.Ser.palaeontol.I: 20-44; Budapest.

NOPCSA , F. & HEIDSIECK, E. (1934): Über eine pachyostotische Rippe aus der Kreide Rügens.- Acta Zool.15: 431-455; Stockholm.

PSCHYREMBEL, W. (1977): Klinisches Wörterbuch mit klinischen Syndromen und einem Anhang Nomina Anatomica.- 1381 S.; Berlin, New York.

PEYER, B. (1931): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen.IV. Ceresiosaurus calcagnii nov. gen.nov.spec..-Abh.Schweiz. Palaeont.Ges.51: 3-68; Basel.

PEYER. B. (1932): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. V. Pachypleurosaurus edwardsii Corn. sp..- Abh.Schweiz. Palaeont.Ges.52: 3-18; Basel.

-- (1933-1934): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo.- Abh.Schweiz. Palaeont.Ges.53 (1933) und 54 (1934): 3-130;Basel.

-- (1938): Über das Gliedmaßenskelett der Nothosauriden.- Vierteljahresschr.Naturf.Ges.Zürich 83: 225-237; Basel.

-- (1939): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen.XIV. Paranothosaurus amsleri nov.gen. nov.spec..- Abh.Schweiz. Palaeont.Ges. 62: 1-87; Basel.

REIF, W.-E. (1981): Biophysik und Morphologie schneller Schwimmer.- Paläontologische Kursbücher 1: 233-259; München.

RICQLES, A.de (1974): Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. V. Cotylosaurs et Mésosaurs.- Annales de Paléontologie, Vertébrés, 60: 171-216; Paris.

RIESS, J. & TARSITANO, S. (1982): Plesiosaur locomotion - underwater flight versus rowing.- N.Jb.Geol.Paläont.Abh.164: 188-192; Stuttgart.

ROBINSON, J.A. (1975): The Locomotion of Plesiosaurs.- N.Jb.Geol.Paläont.Abh.149: 286-332;Stuttgart.

-- (1977): Intracorporal Force Transmission in Plesiosaurs.- N.Jb.Geol.Paläont.153: 86-128; Stuttgart.

ROMER, A.S. (1956): Osteology of the Reptiles.- 772 S.; Chicago.

-- (1966): Vertebrate Paleontology.- VII + 468 S.; Chicago.

-- (1971): Unorthodoxies in reptilian phylogeny.- Evolution 25: 103-112; Lancaster PA.

ROMER, A.S. & PARSONS, T.S. (1983): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 624 S.; Hamburg, Berlin.

SAINT-SEINE, J.de (1955): Sauropterygia.- In PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie 5: 420-458; Paris.

SANZ, J.L. (1976): Lariosaurus balsami de Estada (Huesca).- Estudios geol.Inst.Invest.geol.Lucas Mallada 32: 547-567; Madrid.

-- (1980): Algunas precisiones morfofuncionales en Nothosauria y Pachypleurosauria (Sauropterygia, Reptilia).- Estudios geol. 36: 421-426; Madrid.

SANZ, J.L. (1983a): Los notosaurios (Reptilia, Sauropterygia) españoles.- Estudios geol.39: 193-215; Madrid.

-- (1985): Analysis filigenetico y systematico de los sauropterygios.- (im Druck).

SKUPHOS, T.G. (1893): Über Parthanosaurus zitteli und Microleptosaurus schlosseri, nov. gen., nov.sp., aus den Vorarlberger Partnachschichten.- Abh.Kais.-kgl.geol.Reichsanst. 15: 15 S. Wien.

SEELEY, H.G. (1882): On Neusticosaurus pusillus, an Amphibious Reptile having Affinities with the terrestrial Nothosauria and with the marine Plesiosauria.- Quart.Journ.Geol.Soc. 38: 350-366; London.

STARCK, D. (1979,1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage.Bd.2. Das Skelettsystem.- 776 S.; Bd.3. Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltbeziehung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung.-1110 S.; Berlin,Heidelberg,New York.

STEINMANN, G. & DÖDERLEIN, L. (1890): Elemente der Paläontologie.- 848 S.; Leipzig.

STROMER v. REICHENBACH, E. (1912): Lehrbuch der Paläozoologie. II.Teil: Wirbeltiere.- 325 S.; Berlin und Leipzig.

SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias.- 461 S.; Öhringen.

SCHRÖDER, H.(1914): Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias.- Abh.Kgl.Preuss.geol.Landesanst.,N.F.65: 1-98; Berlin.

TATARINOV, L.P. & NOVOSHILOV, N. (1964): Osnovy Paleontologii (ed.J.A.ORLOV). 5.(Amphibia, Reptilia,Vögel); Moskau.

VOLZ, W. (1902): Proneusticosaurus, eine neue Sauropterygiergattung aus dem unteren Muschelkalk Oberschlesiens.- Palaeontogr.49: 121-162; Stuttgart.

WANG, K.-M. (1959): Über eine neue Fossile Reptilform von Provinz Hupeh, China.- Acta Pal.Sinica 7: 367-378; Beijing.

YABE, H. & SHIKAMA, T. (1948): A new Lower Triassic nothosaurian from Isihu near Yanaizu, Mono-gun, Miyagi Prefecture.- Proc.Imp.Acad.Japan 24: 35-41; Tokio.

YOUNG, C.C. (1958): On the new Pachypleurosauroidea from Kweichow, South-West China.- Vert.Palasiatica.2: 69-81; Beijing.

YOUNG, C.C. (1959): On a new nothosaurian from the Lower Triassic beds of Kwangsi.- Vertebrata Palasiatica 3: 73-78; Beijing.

-- (1960): New Localities of Sauropterygians in China.- Vertebrata Palasiatica 9: 315-365; Beijing.

YOUNG, C.C. & DONG, Z.M. (1972): On the Triassic Aquatic Reptiles of China.- Mem.Inst.Vert.Pal.Paleoanthrop., Chinese Academy of Science 9: 1-34; Beijing.

ZANGERL, R. (1935): Pachypleurosaurus edwardsii CORNALIA sp.- Osteologie - Variationsbreite - Biologie.- Abh.Schweiz. Paläont.Ges.56: 1-80; Basel.

ZITTEL, K.A. (1887-1890): Handbuch der Paläontologie, I.Abteilung, Paläozoologie III.Bd.,Vertebrata.- 900 S.; München und Leipzig.

ZORN, H. (1971): Paläontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatoredolomits (Mitteltrias) der Tessiner Kalkalpen. In: KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B. : Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXI.- Abh.Schweiz.Paläont.Ges.91: 1-90; Basel.

Lebenslauf:

Name: Sabine Schmidt

24.5.1957: Geboren als 4.Kind der Cäcilie Schmidt, geb. Klein, Säuglingsschwester, und des Alfred Schmidt, Bergmann, in Kirchen/Sieg.

1964-1968: Volksschule in Herdorf

1968-1976: Staatl.Freiherr-vom-Stein-Gymnasium in Betzdorf

2.6.1976: Zeugnis der Allgemeinen Hochschulreife

1o.9.1976: Immatrikulation an der Universität Heidelberg im Studienfach Geologie-Paläontologie

26.2.1979: Diplom-Vorprüfung Geologie-Paläontologie

27.9.1982: Diplom-Prüfung Geologie-Paläontologie

3o.8.1983: Immatrikulation an der Universität Tübingen im Studienfach Geologie

1983-1984: Promotionsstudium

1984-1985: Wissenschaftliche Angestellte am Geologisch-Paläontologischen Institut Tübingen

Meine akademischen Lehrer waren:

An der Universität Heidelberg:
AMSTUTZ, BERDESINSKY, DAMM, FÖRSTNER, FLICK, FRENZEL, FUCHS, GREILING, HELING, KIRCHHEIMER, KIRCHMAYER, KRAATZ, KRÄUSEL, LIPPOLT, MÜLLER, SCHWEIZER, SIMON, STÄHLE, STOFFERS, VAN DER KAADEN, WAUSCHKUHN.

An der Universität Tübingen:
REIF, WESTPHAL, KULLMANN.